

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

SUCCESSION VÉGÉTALE DES PLANTES VASCULAIRES ET NON-
VASCULAIRES APRÈS UN FEU ET APRÈS UNE COUPE À BLANC DANS LA
RÉGION DE LA CÔTE-NORD

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MYRIAM PAQUETTE

SEPTEMBRE 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Beaucoup de gens m'ont aidé à la réalisation de ce projet de maîtrise. Merci à la subvention FQRNT fonds forestiers, au CRSNG, à la Chaire AFD et à la chaire en Sylviculture et Faune pour le financement de ce projet. Merci à mes directeurs Yves Bergeron et David Pothier, pour leur appui et leur grande confiance, et Nicole Fenton, sans qui rien de tout ça n'aurait été possible et qui a su me transférer sa passion pour le minuscule.

J'aimerais remercier Marc Mazerolle et Martine Lapointe pour le soutien technique. Merci à mes aides-terrain Édith Lachance, Jean-Philippe Roussy, Julien Pelletier pour avoir mis la main à la pâte.

Merci également aux collègues, aux amis et à ma famille pour vos conseils et encouragements au cours de ces dernières années.

Finalement, un merci tout particulier à Anne Allard-Duchêne pour avoir été une équipière hors pair.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	ix
RÉSUMÉ	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I	
DYNAMIQUE DES PLANTES VASCULAIRES ET NON-VASCULAIRES EN FONCTION DU TEMPS DEPUIS LE DERNIER FEU DANS LA FORÊT BORÉALE DE LA CÔTE-NORD	12
Résumé	13
1.1 Introduction	14
1.2 Méthode.....	16
1.2.1 Aire d'étude.....	16
1.2.2 Dispositif expérimental	18
1.2.3 Récolte des données	20
1.2.3.1 Structure et composition du peuplement	20
1.2.3.2 Inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes	21
1.2.4 Analyses	22
1.3 Résultats.....	26
1.3.1 Changements temporels des variables environnementales	27
1.3.2 Effet du feu sur les plantes vasculaires	29
1.3.2.1 Changements temporels de la diversité des plantes vasculaires.....	29
1.3.2.2 Relation entre l'habitat et les plantes vasculaires	32
1.3.4 Effet du feu sur les bryophytes.....	38
1.3.4.1 Changements temporels de la diversité des bryophytes	38
1.3.4.2 Relation entre l'habitat et les bryophytes.....	40
1.4 Discussion	43
1.5 Remerciements.....	48
1.6 Références bibliographiques.....	48
1.7 Annexes.....	55
CHAPITRE II	

COMPARAISON DU CHANGEMENT DES COMMUNAUTÉS DE PLANTES VASCULAIRES ET NON-VASCULAIRES DE SOUS-BOIS APRÈS UN FEU DE FORÊT ET UNE COUPE À BLANC DANS LA RÉGION DE LA CÔTE-NORD, QUÉBEC	60
Résumé	61
2.1 Introduction	62
2.2 Méthodes	64
2.2.1 Aire d'étude.....	64
2.2.2 Dispositif expérimental	66
2.2.3 Récolte des données	69
2.2.3.1 Structure et composition du peuplement	69
2.2.3.2 Inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes	70
2.2.4 Analyses	71
2.3 Résultats.....	75
2.3.1 Effets des perturbations sur les plantes vasculaires.....	75
2.3.1.1 Changements temporels de la diversité des plantes vasculaires.....	75
2.3.1.2 Relation entre l'habitat et les plantes vasculaires	79
2.3.2 Effets des perturbations sur les bryophytes.....	83
2.3.2.1 Changements temporels de la diversité des bryophytes	83
2.3.2.2 Relation entre l'habitat et les bryophytes.....	85
2.4 Discussion	91
2.4.1 Changements temporels en diversité, en composition et en variabilité de la composition	91
2.4.2 Canopée et complexité structurelle	93
2.4.4 Implications.....	94
2.5 Remerciements.....	95
2.6 Références bibliographiques.....	96
2.7 Annexes.....	102
CONCLUSION GÉNÉRALE	109
APPENDICE A	
LA RELATION ENTRE LA DIVERSITÉ DES BRYOPHYTES ET LES DÉBRIS LIGNEUX GROSSIERS : Y A-T-IL UNE DIFFÉRENCE ENTRE UNE CHRONOSÉQUENCE ISSUE D'UN FEU ET D'UNE COUPE À BLANC?	113

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	125
-----------------------------------	-----

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Carte de la localisation des stations d'échantillonnage. Les chiffres indiqués à côté de chaque station correspondent au nombre d'années écoulées depuis le dernier feu. Les lignes tracées en noir représentent les routes d'accès.	17
1.2 Richesse spécifique moyenne de l'ensemble des plantes vasculaires et des différents groupes morphologiques en fonction du temps écoulé après un feu de forêt. Les lettres présentes pour certains groupes morphologiques signifient qu'il y a une différence entre la richesse des classes d'âge à l'intérieur de ces groupes. Les bandes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles.	31
1.3 RDA des plantes vasculaires et des variables environnementales de peuplements après feu classés selon le temps depuis la perturbation : a) sites b) espèces ayant au minimum 5 occurrences et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) SAB : surface terrière en sapin baumier, EPN : surface terrière en épinette noire, Feuillus : surface terrière de l'ensemble des espèces de feuillus, Régénération : nombre de plantules, Gaules : nombre de gaules, Bryophytes : % de recouvrement des bryophytes au sol, MO : épaisseur de la couche organique, Sol exposé : % de recouvrement de sol minéral exposé, Lichens : % de recouvrement des lichens, Roches : % de recouvrement des roches, Ouverture : % d'ouverture de la canopée, Feuilles : % de recouvrement de la litière de feuilles, Aiguilles : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, DLG : volume de débris ligneux grossiers, DLP : volume de petits débris ligneux, Chicots : nombre de chicots et Souches : % de recouvrement de pied de chicots	35
1.4 Portions (%) expliquées de la variance des données de présence/absence des plantes vasculaires et de richesse spécifique des stratégies de vies des bryophytes par quatre sous-ensembles de variables environnementales. Les trois cercles représentent chacun un sous-ensemble alors que les rectangles pointillés représentent un seul sous-ensemble. Les portions inscrites dans les zones partagées entre différents sous-ensembles consistent en la variance expliquée partagée entre ceux-ci.	37
1.5 Richesse spécifique moyenne de l'ensemble des bryophytes et des différents groupes de bryophytes en fonction du temps écoulé après un feu de forêt. Les lettres présentes pour certains groupes morphologiques signifient qu'il y a une différence entre la richesse des classes d'âge à l'intérieur de ces groupes. Les bandes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles.	40

- 1.6 RDA des stratégies de vie des bryophytes et des variables environnementales des deux types de perturbation (représentation des corrélations) : a) sites b) stratégies de vie des bryophytes : P : pérennes, PS : pérennes tolérantes au stress, PC : pérennes compétitives, D : dominantes, S : itinérantes, C : colonisatrices et CP : colonisatrices pionnières, et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) : SAB : surface terrière en sapin baumier, EPN : surface terrière en épinette noire, Éricacées : % de recouvrement des espèces d'éricacées, MO : épaisseur de la couche organique, Lichens : % de recouvrement des lichens, Ouverture : % d'ouverture de la canopée, Feuilles : % de recouvrement de la litière de feuilles, Aiguilles : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, DLG : volume de débris ligneux grossiers et Chicots : nombre de chicots. 43
- 2.1 Carte de la localisation des stations d'échantillonnage. Les chiffres à côté de chaque station correspondent au nombre d'années depuis la dernière perturbation. Les triangles correspondent aux feux de forêt et les cercles aux coupes à blanc. Les lignes tracées en noir représentent les routes d'accès. 68
- 2.2 RDA des plantes vasculaires et des variables environnementales des deux types de perturbation (représentation des corrélations) : a) stations, b) espèces ayant au minimum 5 occurrences et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) : SAB : surface terrière en sapin baumier, EPN : surface terrière en épinette noire, Feuillus : surface terrière de l'ensemble des espèces de feuillus, Régénération : nombre de plantules, Gaules : nombre de gaules, Bryophytes : % de recouvrement des bryophytes au sol, MO : épaisseur de la couche organique, Sol exposé : % de recouvrement de sol minéral exposé, Lichens : % de recouvrement des lichens, Roches : % de recouvrement des roches, Ouverture : % d'ouverture de la canopée, Feuilles : % de recouvrement de la litière de feuilles, Aiguilles : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, DLG : volume de débris ligneux grossiers, DLP : volume de petits débris ligneux, Chicots : nombre de chicots et Souches : % de recouvrement de pied de chicots. 82
- 2.3 RDA des stratégies de vie des bryophytes et des variables environnementales des deux types de perturbation : a) stations, b) stratégies de vie des bryophytes : P : pérennes, PS : pérennes tolérantes au stress, PC : pérennes compétitives, D : dominantes, S : itinérantes, C : colonisatrices et CP : colonisatrices pionnières, et c) variables environnementales (celles succédées d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) : SAB : surface terrière en sapin baumier, EPN : surface terrière en épinette noire, Éricacées : % de recouvrement des espèces d'éricacées, MO : épaisseur de la couche organique, Lichens : % de recouvrement des lichens, Ouverture : % d'ouverture de la canopée, Feuilles : % de recouvrement de

la litière de feuilles, Aiguilles : % de recouvrement de la litière d'aiguilles,
DLG : volume de débris ligneux grossiers et Chicots : nombre de chicots. 89

- 2.4 Portions (%) expliquées de la variance des données de présence/absence
des plantes vasculaires et de richesse spécifique des stratégies de vies des
bryophytes par quatre sous-ensembles de variables environnementales.
Les trois cercles représentent chacun un sous-ensemble alors que les
rectangles pointillés représentent un seul sous-ensemble. Les portions
inscrites dans les zones partagées entre différents sous-ensembles
consistent en la variance expliquée partagée entre ceux-ci. 90

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Classification des stratégies de vie des bryophytes, réalisée en fonction des espèces qui ont été rencontrées (adapté de During 1992).....	24
1.2 Caractéristiques des stations échantillonnées en fonction du temps après feu. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). Les indices ajoutés à quelques valeurs indiquent un nombre réduit d'échantillons (n).....	28
1.3 Abondance, richesse spécifique et indices de diversité moyens des groupes d'espèces de plantes vasculaires selon le temps après feu. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). n = nombre d'échantillon.....	30
1.4 Pourcentage de la variabilité de la richesse exprimée par chaque échelle du design expérimental obtenu par une analyse de variance components	31
1.5 Portions de la variance des données de présence/absence des plantes vasculaires et de la richesse spécifique des stratégies de vies des bryophytes expliquées par les sous-ensembles de variables environnementales	36
1.6 Dispersion des scores par classe d'âge sur l'axe 1 à l'intérieur des DCA effectuées pour chaque groupe d'espèces	36
1.7 Abondance et richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces de bryophytes selon le temps après feu. Le titre de la ligne « Nombre total d'espèces » est suivi du nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble du dispositif expérimental. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). n = nombre d'échantillon	39
A.1 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de plantes vasculaires par classes d'âge et types de perturbation. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). n = nombre d'échantillon.....	55
A.2 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de bryophytes par classes d'âge. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Le type de stratégie de vie emprunté par l'espèce est indiqué à la suite de leur nomenclature : P : pérennes, PS : pérennes tolérantes au stress, PC : pérennes compétitives, D : dominantes,	

S : itinérantes, C : colonisatrices et CP : colonisatrices pionnières. n = nombre d'échantillon.....	57
2.1 Classification des stratégies de vie des bryophytes, réalisée en fonction des espèces qui ont été rencontrées (adapté de During 1992).....	72
2.2 Caractéristiques des stations échantillonnées par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). Les indices ajoutés à quelques valeurs indiquent un nombre réduit d'échantillons (n).....	77
2.3 Abondance et indices de diversité des groupes d'espèces de plantes vasculaires par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha =$ 0,05). Le titre de la ligne « Nombre total d'espèces » est suivi du nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble du dispositif expérimental.	78
2.4 Pourcentage de la variabilité de la richesse exprimée par chaque niveau du dispositif expérimental obtenu par une « variance components analysis » (Crawley 2005)	79
2.5 Dispersion des scores des stations sur le premier axe à l'intérieur de chaque DCA	83
2.6 Abondance et richesse des groupes d'espèces de bryophytes par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$).....	85
2.7 Part de la variance observée dans les données de présence et d'absence des plantes vasculaires et du nombre d'espèces de chacune des stratégies de vies expliquée par des sous-ensembles de variables environnementales selon le « variation partitioning » (Borcard 2011)	90
A.3 Fréquence moyenne (f) (en %) et abondance moyenne (a) (en %) à l'échelle du peuplement des espèces de plantes vasculaires par classes d'âge et types de perturbation. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs succédées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles. n = nombre d'échantillons	102
A.4 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de bryophytes par classes d'âge et types de perturbation. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs succédées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles. Le type de stratégie de vie emprunté par l'espèce est indiqué à la suite de leur	

nomenclature : P : pérennes, PS : pérennes tolérantes au stress, PC :
pérennes compétitives, D : dominantes, S : itinérantes, C : colonisatrices et
CP : colonisatrices pionnières. n = nombre d'échantillons 105

RÉSUMÉ

Le feu dynamise la forêt boréale. De part son long cycle de feu, la forêt boréale de l'est du Québec présente une proportion élevée de vieilles forêts. Les perturbations secondaires y maintiennent une grande hétérogénéité dans l'habitat, permettant la présence d'une diversité d'espèces végétales. La coupe à blanc, qui a également eu lieu sur ce territoire, produit des impacts sur la végétation et le sol qui diffèrent de ceux du feu de forêt. Ceci peut conduire à une dissociation entre les successions végétales après coupe et après feu, en termes de diversité, de composition en espèces ou de variabilité dans les communautés végétales de sous-bois. Afin d'étudier ceci, nous avons comparé des chronoséquences après coupe et après feu.

Notre dispositif se situe dans la Côte-Nord et comprend deux chronoséquences formées de 25 peuplements issus de feux et de 28 peuplements issus de coupes à blanc. La chronoséquence après feu comprend 5 classes d'âge, la dernière >200 ans, alors qu'après coupe, les classes sont 20-50 ans et 50-80 ans. Les variables environnementales ont été étudiées à l'intérieur d'une placette circulaire de 400 m² et portent sur la structure et la composition du peuplement, le bois mort, le parterre forestier et le sol. Les plantes vasculaires et les bryophytes ont été inventoriées dans 20 quadrats de 1 m². Des indices de biodiversité, des analyses de redondance (RDA) et des analyses de correspondance détendancées (DCA) ont été utilisés.

Après un feu, une plus grande hétérogénéité de l'habitat s'observe en début de succession et après 150 ans, associée à une richesse plus élevée en plantes vasculaires et non-vasculaires. À la fermeture de la canopée, une diminution des espèces intolérantes à l'ombre se produit ainsi qu'une augmentation des mousses hypnacées au sol. Le parterre forestier présente alors moins de micro-habitats disponibles, ce qui explique la diminution de la richesse des bryophytes. Après 150 ans, les espèces plus sensibles et dépendantes des micro-habitats, telles les hépatiques, sont davantage riches et répandues. Ceci semble dû à la présence du sapin baumier et des perturbations secondaires. La variabilité de la composition des plantes vasculaires devient maximale en vieille forêt, ce qui peut s'expliquer par les divergences successioneuses des peuplements. De son côté, la coupe à blanc ne diminue pas la diversité des plantes vasculaires et non-vasculaires de sous-bois par rapport au feu pour les peuplements de même âge. Cependant, nous n'avons pas observé les mêmes changements successioneux pour les mêmes groupes d'espèces après coupe. La dominance des espèces résiduelles de forêt mature après coupe empêche la présence de changement chez les plantes vasculaires à la fermeture de la canopée. Toutefois, la richesse des hépatiques diminue dans le temps après coupe. Les limitations en quantité et en qualité du bois mort dans les peuplements coupés à blanc peuvent limiter les micro-habitats disponibles et constituer une atteinte au maintien des espèces sensibles sur ces territoires.

MOTS-CLÉS : feu de forêt, coupe à blanc, forêt boréale, plantes de sous-bois, bryophytes, diversité, hétérogénéité de l'habitat

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Mise en contexte

En forêt boréale, le feu constitue la perturbation naturelle majeure initiant le renouvellement des peuplements (Heinselman, 1981). Avec l'expansion de la récolte de bois en forêt boréale, la succession forestière est maintenant d'origine anthropique sur d'importants territoires. Plusieurs types de traitements sylvicoles ont été utilisés par le passé ou sont actuellement utilisés. La coupe à blanc inclut l'ensemble des traitements menant au retrait de tous les arbres marchands sur une superficie. Elle inclut la coupe à blanc, pour laquelle la machinerie circule librement sur tout le parterre de coupe et la coupe avec la protection de la régénération et des sols, où la machinerie circule dans des sentiers. Le traitement sylvicole se rapprochant le plus des conditions créées par le feu est la coupe à blanc. Celle-ci est caractérisée par l'enlèvement de tous les arbres sur des superficies de taille variable, mais les grandes coupes ont généralement été favorisées par les compagnies forestières afin de réaliser des économies d'échelle (Hunter, 1993).

Il est reconnu que des différences importantes existent entre les impacts que produisent les feux de forêt et la coupe à blanc sur les conditions environnementales des forêts perturbées et sur les communautés végétales de sous-bois (McRae et al., 2001). Certains individus, propagules et espèces survivront à ces perturbations ou coloniseront les habitats à la suite du passage du feu ou de la coupe à blanc. De plus, avec le temps, les changements structuraux et fonctionnels, tels l'ouverture de la canopée et le changement en composition du peuplement, influenceront la succession végétale du sous-bois (Drury et Nisbet, 1973). Ainsi, le remplacement du feu par la coupe à blanc comme perturbation majeure est susceptible de produire une différence entre les attributs structurels et fonctionnels des peuplements et entre les communautés végétales qu'ils hébergent.

En Fennoscandinavie, plusieurs centaines d'espèces animales et végétales sont menacées par la perte de la majeure partie de la forêt boréale non-aménagée

(Esseen et al., 1997). Dans ce cas, la diminution de l'hétérogénéité de l'habitat et la présence des microsites caractérisant les peuplements naturellement perturbés par le feu constituent les raisons principales du déclin en diversité végétale (Esseen et al., 1997; Gustafsson et Hallingbäck, 1988; Vanha-Majamaa et al., 2007). L'hétérogénéité de l'habitat se définit comme étant la complexité structurelle de l'habitat, permettant de fournir un grand nombre de niches écologiques et un large spectre de ressources disponibles (Tews, 2004; Bazzaz, 1975). Bien que la situation de la forêt boréale québécoise ne soit pas comparable à celle de Fennoscandinavie, le déclin de la diversité végétale par la disparition d'espèces spécialistes sur certains territoires est une menace réelle si les attributs propices à leur établissement et à leur dispersion ne sont pas maintenus dans le temps à la suite d'une coupe forestière.

De nombreuses études montrent l'importance de la présence du bois mort et de l'hétérogénéité de l'habitat dans l'écosystème forestier pour le maintien d'une diversité végétale élevée (Andersson et Hytteborn, 1991; Rambo, 2001; Söderström, 1988). Le bois mort est produit massivement à la suite d'un feu alors qu'il est retiré de l'écosystème par les coupes conventionnelles. Par ailleurs, la variabilité du comportement du feu dans le temps et dans l'espace entraîne une importante hétérogénéité de l'habitat (Johnson, 1992; Ryan, 2002). En comparaison, la coupe à blanc est une perturbation homogène sur le territoire produisant une faible variabilité dans les conditions environnementales qu'elle engendre (Bergeron et al., 2002).

Au Québec, le cycle des feux en forêt boréale varie selon un gradient de précipitation et de climat. Dans l'ouest du Québec, caractérisé par un climat continental, la fréquence des feux a diminué depuis le Petit Âge Glaciaire et le cycle actuel de feux est d'environ 190 ans (Bergeron, 2001), ce qui limite les changements dans la composition de la canopée. Dans l'est du Québec, le climat maritime engendre un cycle de feu beaucoup plus long, s'approchant de 270 ans dans la partie ouest de la Côte-Nord et de 500 ans pour la partie est de la même région et le sud-est du Labrador (Bouchard et al., 2008; Foster, 1983). Son long cycle de feu permet le changement de la dominance des espèces (Bergeron et Dubuc, 1989;

Carleton et Maycock, 1978) et l'atteinte d'une grande proportion de vieilles forêts, caractérisée par une structure irrégulière maintenue par des perturbations secondaires (Bouchard et al., 2008; Boucher et al., 2003; Frelich et Reich, 1995; Pham et al., 2004). Contrairement à la forêt de l'ouest du Québec, encore peu d'études sur la dynamique des plantes de sous-bois ont été réalisées sur la forêt de la Côte-Nord. Dans le contexte d'un aménagement écosystémique de la forêt boréale, la conservation des fonctions, de la structure et de la composition de l'écosystème est l'objectif à atteindre en forêt aménagée afin de maintenir les processus écologiques et la biodiversité tout en continuant à récolter la forêt (Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise, 2004). Pour ce faire, il est nécessaire de comprendre les interactions entre les composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème afin d'implanter des techniques d'aménagement adaptées au paysage forestier régional québécois.

Historique de l'industrie forestière sur la Côte-Nord

Les techniques de coupe forestière ont largement changé depuis les débuts de l'exploitation de la forêt boréale de la Côte-Nord, dans les années 1840 (Frenette, 1996). Les débuts de la colonisation de cette région du Québec sont survenus avec l'arrivée de l'industrie du sciage. À l'époque, les compagnies forestières exploitaient seulement les peuplements situés en bordure de rivières qui étaient nécessaires pour le transport des billots et pour le fonctionnement des scieries. Vers la fin du 19^e siècle, l'industrie du sciage laisse place à celle des pâtes et papiers sur la Côte-Nord. Au fil du temps, les forêts les plus accessibles sont épuisées. La nécessité de construire de nombreuses routes forestières et les coûts de mécanisation élevés font en sorte qu'il est plus rentable d'effectuer de grandes aires de coupe. Ces méthodes étant répandues à la grandeur de la province, plusieurs intervenants du milieu forestier et la population elle-même ont commencé à émettre leurs préoccupations sur l'aspect environnemental des grandes coupes à blanc. Ceci a amené le gouvernement québécois à établir la Commission d'étude sur la gestion de la forêt

en 2003 afin d'établir un plan d'aménagement durable du milieu forestier avec de nouvelles lignes directrices. Le rapport issu de cette commission recommande donc que l'aménagement écosystémique soit au cœur de la gestion de la forêt publique québécoise (Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise, 2004). En 2010, le projet de loi 57 pour un nouveau régime forestier, qui intègre l'aménagement écosystémique comme moyen d'atteindre un aménagement durable des forêts québécoises, a été adopté (Assemblée nationale, 2010).

Pour la région de la Côte-Nord, ce sont finalement 15% des terrains productifs qui ont été récoltés en coupe à blanc entre 1970 et 2000, dont une majeure partie dans les années 1990 (Morneau et Landry, 2007), faisant des coupes forestières la principale perturbation de cette forêt. Du côté des perturbations naturelles, le feu demeure la perturbation majeure touchant la forêt de la Côte-Nord (Bouchard et al., 2008; Cyr et al., 2007), alors que d'importantes épidémies d'insectes et des chablis ont aussi causé de la mortalité dans les peuplements. La tordeuse des bourgeons de l'épinette a déjà atteint des niveaux d'épidémie autour de 1880, de 1915, de 1940 à 1958 et de 1974 à 1985, affectant les peuplements où le sapin domine, soit surtout dans la portion sud de l'aire d'étude et dans les vallées où les stations sont plus productives (Blais, 1983; Bouchard et al., 2008; Bouchard et Pothier, 2010). Les épidémies qui se sont déroulées autour de 1915 et de 1980 sont celles ayant affecté le plus d'arbres dans la région (Bouchard et Pothier, 2010). La fréquence des chablis totaux a également été étudiée par Bouchard et al. (2009) et cette perturbation demeure un événement stochastique relativement peu fréquent dans l'aire d'étude auquel les peuplements âgés sont plus vulnérables.

Succession forestière

Selon Oliver (1981), la succession forestière suivant une perturbation est constituée de quatre stades de développement : le stade d'initiation du peuplement, le stade d'exclusion des tiges, le stade de réinitiation de la végétation de sous-étage et le stade de forêt surannée. La durée des stades de développement dépend de la

tolérance des espèces constituant la canopée et de la fréquence des perturbations secondaires mineures (Oliver, 1981). Le stade d'initiation du peuplement consiste en la reprise de la végétation par des propagules enfouies ayant survécus à la perturbation ou encore par la dispersion récente de semences. De nouveaux individus s'établissent jusqu'à ce qu'un facteur environnemental devienne limitatif; les espèces utilisant rapidement les ressources ont l'avantage compétitif. Vient alors le stade d'exclusion des tiges avec la fermeture de la canopée lorsqu'il n'y a plus de semis qui peuvent s'établir. La fermeture de la canopée entraîne une diminution de la présence d'arbustes et une augmentation du recouvrement des mousses hypnacées et des sphaignes (Taylor et al., 1987; Viereck, 1983). Par la suite, la cohorte établie après la perturbation commence sa sénescence, laissant de l'espace pour la croissance des autres individus déjà établis dans le sous-étage. En parallèle à l'établissement d'une nouvelle cohorte d'arbres, les plantes de sous-bois telles les arbustes et les herbacées sont aussi favorisées. De ce stade de réinitiation de la végétation, le peuplement entre dans le stade de vieille forêt, qui est associé à une accumulation de la matière organique au sol ayant pour effet de diminuer la température du sol et la croissance des arbres. La diminution de la productivité de la forêt et l'ouverture du peuplement qui l'accompagne peuvent être induit plus spécifiquement par le processus de paludification dans des peuplements ayant des conditions édaphiques particulières, notamment un sol argileux. Ce processus se distingue alors par un entourbement progressif et une remontée de la nappe phréatique (Van Cleve et Viereck, 1981; Harper et al., 2003).

Succession végétale

Les perturbations modifient la structure de la forêt, affectent le parterre forestier et endommagent directement les plantes (Ramovs et Roberts, 2003). Conséquemment, elles créent de l'espace pour la régénération et modifient la disponibilité des ressources et les relations compétitives entre les espèces (Haeussler et al., 2002). La succession végétale qui se mettra en place à la suite

d'une perturbation est influencée par l'intensité et la récurrence de cette perturbation sur le territoire et la superficie de forêt qui est touchée (Oliver, 1981). Le temps nécessaire à l'établissement de la succession augmente avec la sévérité de la perturbation. Aussi, une grande distance à la forêt intacte ou épargnée allonge le temps nécessaire pour la colonisation des espèces (Rydgren et al., 1998). La facilité avec laquelle les espèces végétales récupèrent ou colonisent à la suite d'une perturbation dépend grandement de leurs traits fonctionnels (Rydgren et al., 1998). Une classification selon le mode de propagation emprunté à la suite d'une perturbation permet de regrouper les espèces en deux groupes principaux : celles qui utilisent une propagation par des diaspores (« invaders », « evaders » et « avoiders ») et celles qui utilisent une propagation végétative (« resisters » et « endurers ») (Rowe et Scotter, 1973; Rydgren et al., 1998). Le pool d'espèces disponibles pour la régénération est influencé par le stade de la succession, la richesse en espèces et la banque de graines au sol du peuplement original (Oliver, 1981; De Grandpré et Bergeron, 1997; Rees et Juday, 2002).

Différences feu-coupe entre les communautés végétales

Outre une différence entre les conditions environnementales et l'hétérogénéité de l'habitat créées, la coupe à blanc et le feu de forêt produisent des dissimilitudes au niveau des communautés végétales qui leur survivront ou qui coloniseront ces espaces perturbés (Bergeron et al., 1999). Le feu, selon son type, son intensité et l'humidité de l'humus, détruit la végétation et une partie des propagules enfouies dans le sol et permet de brûler une épaisseur de matière organique accumulée (Heinselman, 1981; Johnson, 1992; Lecomte et al., 2005; Rees et Juday, 2002). Les individus colonisateurs proviennent de la banque de graines et de structures végétatives enfouies dans le sol ayant survécu au passage du feu ou encore de semences provenant de l'extérieur de la zone touchée (Dyrness, 1973). Les semis bénéficieront de la libération de nombreux nutriments qui s'étaient accumulés sous forme d'humus, de l'absence de compétiteurs et du réchauffement du sol, entraînant

une augmentation de la productivité perceptible dans les premières années suivant le feu (Van Cleve et Viereck, 1981).

Contrairement au feu de forêt, la coupe à blanc cause moins de dommages à la végétation de sous-bois. Un certain niveau de perturbation du sol peut être atteint par le passage de la machinerie, mais les coupes hivernales et l'utilisation de la CPRS (Coupe avec Protection de la Régénération et des Sols) depuis 1995 limitent les impacts sur le sous-bois (Doucet et Côté, 2009). Les plantes résiduelles de la forêt mature initient la succession, puisque peu d'espace pour la colonisation par les espèces pionnières est disponible (Dyrness, 1973). Ainsi, la succession végétale qui suit une coupe à blanc se trouve à être accélérée par rapport à une succession végétale qui suit un feu de forêt (Rees et Juday, 2002; Timoney et al., 1997). Par contre, la coupe entraîne des modifications dans les conditions environnementales de l'habitat auxquelles plusieurs espèces ne peuvent survivre (Busby et al., 1978). Les individus et les propagules se trouvant dans le sous-bois subissent rapidement une radiation plus intense qu'à la normale. Les bryophytes, particulièrement les hépatiques, sont très sensibles à la modification des conditions du parterre forestier (Fenton et al., 2003).

Facteurs influençant le changement de la diversité végétale dans le temps

Plusieurs études ont traité des changements de la richesse en espèces de plantes vasculaires de sous-bois dans le temps. Certaines ont fait état d'une richesse plus élevée dans des peuplements d'âge intermédiaire, soit avant l'ouverture de la canopée caractérisant le stade de vieille forêt (Hart et Chen, 2008; Widenfalk et Weslien, 2009), alors que d'autres ont observé une diminution des indices de diversité le long de la succession (De Grandpré et al., 1993; Shafi et Yarranton, 1973). Ces patrons distincts peuvent s'expliquer par les mécanismes de colonisation ou de compétition empruntés par la végétation : une succession dirigée par la compétition entraîne une baisse de la diversité dans le temps alors que la colonisation entraîne une augmentation (Cordonnier et al., 2006). Ainsi, les

perturbations secondaires, comme les chablis et les épidémies d'insectes, ayant lieu dans des peuplements âgés maintiennent une plus grande richesse en espèces végétales. Par les trouées qui sont formées dans le peuplement, une grande variété de microsites disponible pour la colonisation est créée tout en conservant les espèces de fin de succession (De Grandpré et al., 1993; De Grandpré et Bergeron, 1997).

Effectivement, la disponibilité des microsites dans une forêt est reconnue pour être un facteur clé influençant la richesse en espèces végétales (Fenton et Bergeron, 2008; Mills et Macdonald, 2005; Økland et al., 2003; Rydgren et al., 1998). La présence de spores ou de graines dans le sol d'un peuplement ne garantit pas l'établissement d'un semis puisque les conditions environnementales et les ressources qui lui sont nécessaires peuvent être inadéquates à cet endroit (Eriksson et Ehrlén, 1992; Rydgren et al., 1998). Ainsi, l'hypothèse de l'hétérogénéité de l'habitat a été émise pour expliquer la présence d'une forte diversité en espèces par une forte complexité structurelle permettant le maintien d'une grande variabilité dans les ressources disponibles (Beatty, 2003; Tews et al., 2004; Tilman et Pacala, 1993).

Composantes structurelles et micro-habitats

Le bois mort sur pied produit massivement à la suite d'un feu est une source de complexité structurelle importante et est associé à plusieurs espèces végétales spécialistes lorsqu'il se retrouve au sol, en décomposition (Rambo et Muir, 1998). En effet, les débris ligneux offrent une variété de microsites pour la colonisation des bryophytes, qui se différencient en termes de substrat et de niveau d'humidité selon leur état de décomposition. De cette manière, la présence accrue de complexité structurelle et de ressources disponibles retrouvées dans les stations plus riches, humides et productives, permet généralement à ces habitats de contenir davantage d'espèces que des stations plus pauvres et sèches (Chen et al., 2004; Frisvoll et Prestø, 1997). Par exemple, les peuplements dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) présentent une plus grande richesse que ceux dominés par

l'épinette noire (De Grandpré et al., 2000). Plus important encore, plusieurs études ont montré une plus grande richesse en espèces dans les forêts naturelles que celles aménagées (Andersson et Hytteborn, 1991; Gustafsson et Hallingbäck, 1988; Hart et Chen, 2008; Lesica et al., 1991; Ross-Davis et Frego, 2002; Vanha-Majamaa et al., 2007), grâce à une plus grande diversité structurelle induite par le passage du feu par rapport à un aménagement forestier dans l'écosystème. Cette différence entre la diversité, la composition et l'abondance des espèces entre une forêt ayant subi une coupe forestière et une forêt naturellement régénérée à la suite d'un feu est toujours présente 50 ans après la perturbation (Elson et al., 2007) alors qu'une réelle convergence n'est prévue que tardivement dans la succession (Rees et Juday, 2002; Shafi et Yarranton, 1973).

Bryophytes

Les bryophytes hypnacées (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br.Eur., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not) et les bryophytes du genre *Sphagnum* sont les constructeurs majeurs de l'humus de la forêt boréale (Heinselman, 1981). Elles peuvent former un tapis continu sous le couvert des peuplements de conifères (Hart et Chen, 2008; Taylor et al., 1987), avec une abondance augmentant dans le temps et des maxima arrivant tardivement dans la succession (Reiners et al., 1971; Viereck, 1983). Certaines bryophytes colonisent rapidement les stations récemment brûlées comme *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Bridel et *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (Heinselman, 1981) alors que d'autres, comme les bryophytes hypnacées citées plus haut, s'établissent à la suite de la fermeture de la canopée (Heinselman, 1981; Rees et Juday, 2002; Rydgren et al., 1998).

La plupart des espèces de bryophytes produisent des spores qui sont dispersés par le vent. Malgré la possibilité de voyager sur de longues distances, une grande proportion de spores se dépose non loin de la colonie parentale faisant en sorte que leur dispersion demeure limitée (Kimmerer, 2005; Rydgren et al., 1998). Le temps

s'ajoute ainsi à l'hétérogénéité de l'habitat comme facteur limitant leur présence dans un habitat (Fenton et Bergeron, 2008; Reiners et al., 1971; Ross-Davis et Frego, 2002). Par conséquent, une plus grande diversité en hépatiques est présente dans les vieilles forêts (Fenton et Bergeron, 2008; Lesica et al., 1991).

Objectifs

Les impacts des changements temporels de l'hétérogénéité de l'habitat après un feu et sur la conversion du régime de perturbation sur les communautés végétales de sous-bois seront discutés dans cette étude. Les effets du remplacement du feu de forêt par la coupe à blanc comme principale perturbation dans la forêt boréale seront étudiés en comparant l'hétérogénéité retrouvée dans l'habitat et la diversité, la composition et la variabilité des communautés végétales entre les deux types de perturbation. La richesse et la diversité sont traitées à l'aide d'indices, la composition avec les assemblages d'espèces et la variabilité de la composition avec la façon dont les assemblages d'espèces varient dans l'espace pour une même classe d'âge. Le dispositif expérimental inclut deux chronoséquences recréant une succession forestière issue d'une coupe à blanc et une succession forestière issue d'un feu de forêt. Ces chronoséquences sont situées dans la région de la Côte-Nord, une région distincte par son long cycle de feu et où la dynamique des plantes vasculaires de sous-bois et aux plantes non-vasculaires a encore été très peu étudiée. Les questions auxquelles nous tâcherons de répondre, à la base des deux chapitres qui suivront, sont :

1. Est-ce que le niveau d'hétérogénéité de l'habitat retrouvé le long de la succession forestière dans des peuplements non-aménagés a pour résultat une plus grande diversité et une plus grande variabilité chez les communautés de plantes de sous-bois?

Hypothèses :

- La diversité et la variabilité de la composition des plantes de sous-bois est proportionnelle au niveau d'hétérogénéité retrouvée dans l'habitat.

2. Quelles sont les différences entre les communautés végétales issues de feux de forêt et de coupes à blanc et s'il y a une différence, diminue-t-elle dans le temps?

Hypothèses :

- Une plus faible diversité et variabilité de la composition des plantes de sous-bois sont présentes après coupe par rapport au feu
- Une différence de composition provenant des espèces pionnières est présente entre les types de perturbations
- Une convergence entre les types de perturbation a lieu rapidement pour les plantes vasculaires alors que les bryophytes nécessitent plus de temps que la portée de notre étude.

CHAPITRE I

DYNAMIQUE DES PLANTES VASCULAIRES ET NON-VASCULAIRES EN FONCTION DU TEMPS DEPUIS LE DERNIER FEU DANS LA FORÊT BORÉALE DE LA CÔTE-NORD

Cet article a été écrit par Myriam Paquette

et révisé par Nicole Fenton¹, David Pothier² et Yves Bergeron¹

¹Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-
Noranda, Québec, J9X 5E4.

²Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune,
Université Laval, Québec, G1V 0A6.

Résumé

Le feu de forêt engendre le renouvellement des peuplements en forêt boréale. Or, certains peuplements de l'est du Québec peuvent être épargnés par le feu durant plusieurs siècles, menant à une forte proportion de vieilles forêts. En absence du feu, la mortalité naturelle des arbres et les perturbations secondaires créent de nouvelles conditions dans les peuplements. Elles produisent une structure irrégulière de la canopée et maintiennent un haut niveau d'hétérogénéité dans l'habitat. Pour étudier la relation entre l'hétérogénéité de l'habitat et la diversité, la composition et la variabilité de la composition des plantes vasculaires et de bryophytes dans le sous-bois, nous avons utilisé une chronoséquence formée de peuplements issus de feux de forêt. Nos résultats montrent qu'une diversité plus élevée est associée aux stades où l'hétérogénéité de l'habitat est maximale, ce qui correspond aux peuplements les plus jeunes et ceux plus âgés que 150 ans. Les peuplements dominés par le sapin baumier sont associés à plus grande richesse que ceux dominés par l'épinette noire. Le sapin baumier, plus susceptible d'être affecté par la tordeuse des bourgeons, pourrait maintenir plus de complexité structurelle dans le peuplement que l'épinette noire. De plus, la pessière noire est souvent associée aux éricacées et aux hypnacées, ce qui limite la variabilité de la composition du sous-bois et la diversité végétale. Les hépatiques sont représentées par davantage d'espèces dans les vieilles forêts, ce qui rend ce milieu nécessaire à ce groupe de bryophytes.

MOT-CLÉS : feu de forêt, coupe à blanc, plantes de sous-bois, bryophytes, diversité, hétérogénéité de l'habitat

1.1 Introduction

La forêt boréale est dynamisée par le feu (Payette, 1992; Johnson et al., 2001). Le passage du feu produit des microsites, une grande quantité de bois mort sur pied et sous forme de débris ligneux au sol et de l'espace pour la colonisation des plantes (Johnson, 1992). Plusieurs changements surviennent alors dans les communautés jusqu'à la fermeture du couvert où il y a atteinte d'une certaine stabilité dans les conditions environnementales et dans les communautés végétales. Dans la forêt boréale ayant un court cycle de feu, cette stabilité se maintient jusqu'au passage d'un nouveau feu touchant le peuplement.

Toutefois, certaines portions de la forêt boréale sont caractérisées par un long cycle de feu. Lorsqu'un cycle excède 200 ans, comme cela est le cas pour la région de la Côte-Nord (Foster, 1983; Bouchard et al., 2008), la sénescence de la cohorte établie à la suite du feu produit un changement de la composition et de la structure dans les vieux peuplements (Gauthier et al., 2001; Heinzelman, 1981; Johnson, 1992). Ainsi, une large proportion du territoire est couverte par des forêts irrégulières (Boucher et al., 2003; De Grandpré et al., 2000; Bouchard et al., 2008). La régénération préétablie constituée de sapin baumier vient remplacer l'épinette noire qui domine les débuts de la succession (Pham et al., 2004; Bergeron et Dubuc, 1989; De Grandpré et al., 2000; Bouchard et al., 2008). Dû à l'augmentation de la présence du sapin baumier, qui est l'hôte préféré de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, les vieux peuplements deviennent plus susceptibles aux perturbations secondaires comme les chablis ou les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais, 1983; Bouchard et al., 2008; Bouchard et Pothier, 2010; Ruel, 2000). Ces perturbations secondaires de même que la mortalité naturelle permettent de maintenir une hétérogénéité dans l'habitat. Par conséquent, en absence du feu, les perturbations secondaires deviennent l'élément perturbateur principal à l'intérieur du peuplement (Pham et al., 2004).

La dynamique de la structure de la forêt boréale de l'est du Québec commence à être bien connue (Bouchard et al., 2008; Blais, 1983; Boucher et al., 2006; De

Grandpré et al., 2000; Foster, 1983). Toutefois, encore peu d'attention a été portée à la dynamique des plantes vasculaires de sous-bois et aux plantes non-vasculaires (Foster, 1985). De plus, l'effet du changement d'hétérogénéité de l'habitat à l'intérieur des peuplements sur les communautés végétales est très rarement traité.

Généralement, un habitat spatialement et temporellement hétérogène supporte un large spectre de ressources disponibles et de facteurs physiques affectant les plantes de sous-bois (Beatty, 2003; Tews et al., 2004; Tilman et Pacala, 1993). Dans le cas des plantes vasculaires, de nombreuses espèces pionnières peuvent profiter de l'espace créé en début de succession pour s'implanter. La fermeture de la canopée qui survient par la suite agit comme un goulot d'étranglement sur la communauté de plantes la réduisant aux espèces capables de supporter ces nouvelles conditions environnementales (Økland et al., 2003), si bien que la succession des plantes vasculaires se réalise généralement tôt après la perturbation d'origine (Rees et Juday, 2002; De Grandpré et al., 1993). Par contre, peu de forêts boréales très âgées ont été examinées dans ces études, et l'augmentation de l'hétérogénéité des peuplements causée par les perturbations secondaires pourrait induire des modifications plus tardives sur les communautés végétales.

La variété et la disponibilité des micro-habitats affectent grandement la diversité des bryophytes, mais le temps écoulé depuis la perturbation est également un facteur important (Fenton et Bergeron, 2007; Rambo, 2001). En effet, l'absence de perturbation majeure pendant une longue période de temps permet à des espèces ayant une faible capacité de dispersion de coloniser l'habitat (Crum, 1972). De plus, cette période de temps permet aux débris ligneux issus de la perturbation d'origine de produire un large éventail de micro-habitats permettant de supporter plus d'espèces (Crites et Dale, 1998). Par conséquent, on observe des modifications dans les communautés de bryophytes tard dans la succession (Rees et Juday, 2002; De Grandpré et al., 1993) qui sont souvent produites par le groupe des hépatiques. En effet, la présence de ces espèces dépend du temps et des micro-habitats et sont donc plus riches dans les vieilles forêts (Lesica et al., 1991; Söderström, 1988).

La question à laquelle nous tâcherons de répondre par cette étude est la suivante : est-ce que les changements temporels d'hétérogénéité de l'habitat dans la forêt boréale de la Côte-Nord augmentent la diversité et la variabilité des communautés de plantes de sous-bois? Nous allons aborder cette question sous deux différents aspects : la diversité en espèces et sa variabilité à différentes échelles spatiales, et la composition en espèces et sa variabilité. Nos résultats permettront de guider la mise en place de pratiques d'aménagement écosystémique tenant compte de l'importance de la structure des vieilles forêts dans la forêt boréale de l'est du Québec.

1.2 Méthode

1.2.1 Aire d'étude

La zone à l'étude est située dans la région administrative de la Côte-Nord, au nord de la ville de Baie-Comeau (entre le 49° et le 50° degré de latitude Nord et le 68° et le 67° degré de longitude Ouest) (Figure 1.1). Elle fait partie du bouclier canadien, plus précisément de la province géologique de Grenville composée de roches précambriennes (Grondin et al., 1998; Morneau et Landry, 2007). Le sol est présent sous la forme d'un till glaciaire d'épaisseur mince à moyenne et laissant poindre des affleurements rocheux. Des dépôts fluvioglaciaires sont présents dans le fond des larges vallées. Le relief accidenté est formé de monts et de hautes collines atteignant fréquemment les 400 mètres d'altitude, entrecoupés de vallées. Trois cours d'eau importants parcourent la zone d'étude, d'ouest en est: la rivière aux Outardes, la rivière Manicouagan et la rivière Toulouste. La température moyenne pour la station météorologique de Baie-Comeau est de 1,5 °C (moyenne pour la période de 1971 à 2000) (Environnement Canada, 2009), mais elle diminue avec l'augmentation de la latitude et de l'altitude, s'approchant de 0 °C dans le domaine de la pessière. Les précipitations annuelles atteignent 684 mm sous forme de pluie et 362 cm sous forme de neige (Environnement Canada 2009). La saison de

croissance s'étend du mois de mai au mois d'octobre et compte de 140 à 160 jours (Grondin et al., 1998; Morneau et Landry, 2007).

L'aire d'étude se situe dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc dans son sous-domaine de l'est du Québec (Morneau et Landry, 2007). Les forêts sont composées principalement d'*Abies balsamea* (L.) Mill. et de *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. accompagnés principalement de *Betula papyrifera* Marsh. et de peu de *Populus tremuloides* Michx., *Pinus banksiana* Lamb. (Bouchard et al., 2008). Dans la portion sud de l'aire d'étude, on peut trouver *Acer rubrum* L., *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, *Pinus strobus* L. et *Betula alleghaniensis* Britton, mais dans de faibles quantités (Bouchard et al., 2008).

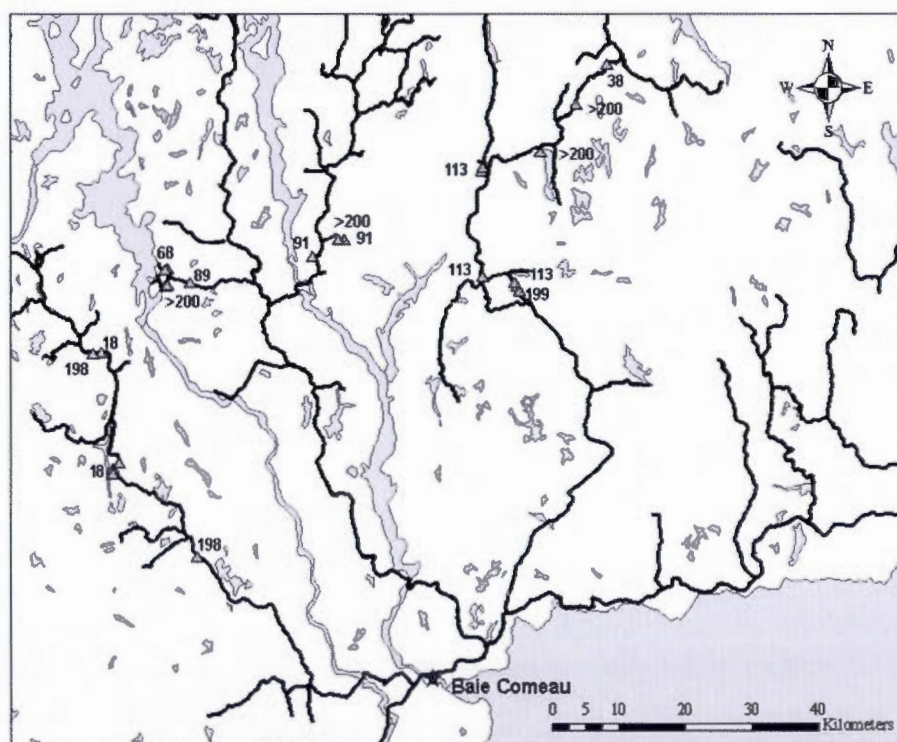


Figure 1.1 Carte de la localisation des stations d'échantillonnage. Les chiffres indiqués à côté de chaque station correspondent au nombre d'années écoulées depuis le dernier feu. Les lignes tracées en noir représentent les routes d'accès.

Le sous-domaine de la sapinière de l'est diffère de celle de l'ouest par un plus long cycle de feu produisant une plus grande abondance de conifères (Grondin et al., 1998). Son cycle de feu approche 270 ans dans la partie ouest de la région et 500 ans dans la partie est de la région et le sud-est du Labrador (Bouchard et al., 2008; Foster, 1983). De par son long cycle de feu, la forêt de la Côte-Nord contient une forte proportion de vieilles forêts caractérisées par une structure irrégulière maintenue par des perturbations secondaires, soit les chablis partiels et les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette *Choristoneura fumiferana* (Clem) (Blais, 1983; Bouchard et al., 2008; Boucher et al., 2003; Pham et al., 2004). La tordeuse des bourgeons de l'épinette a surtout causé de la mortalité dans les peuplements dominés par le sapin baumier situés dans la portion sud de l'aire d'étude et dans les vallées où les peuplements les plus productifs sont trouvés. Plusieurs épidémies ont eu lieu depuis 1880, mais celles de 1915 et de 1980 sont celles ayant affectées une plus grande proportion d'arbres sur le territoire (Bouchard et Pothier, 2010).

1.2.2 Dispositif expérimental

L'utilisation de chronoséquences est nécessaire à l'étude de changements temporels de la végétation sur une longue période de temps. Elle consiste à inférer une séquence de développement dans le temps à partir d'une série de peuplements différant en âge depuis la dernière perturbation (l'espace se substitue au temps) (Johnson et Miyanishi, 2008; Walker et al., 2010). Une prémisse inhérente à l'utilisation d'une chronoséquence est que les stations utilisées doivent avoir un même historique biotique et abiotique pour obtenir une différence uniquement basée sur l'âge (Johnson et Miyanishi, 2008). Puisque nous avons sélectionné des peuplements de même origine dans notre chronoséquence et que nous avons contrôlé les conditions abiotiques dans la sélection des stations, nous respectons les exigences reliées à l'établissement d'une chronoséquence. Également, notre étude

comporte un nombre de stations assez élevé qui ont une bonne répartition à l'intérieur du territoire, permettant une inférence à tout ce territoire.

Notre étude reprend les placettes étudiées par Bouchard et al. (2008). Dans cette étude, la cartographie des feux de plus de 10 km² dans la région de la Côte-Nord a été réalisée à l'aide de placettes d'inventaire du MRNFQ, de photos aériennes et de cartes des peuplements forestiers. Des carottes de sondage prélevées sur des arbres de chaque placette ont permis de confirmer la date des feux. Les peuplements qui n'ont pu être datés par Bouchard et al. (2008) sont âgés de plus de 200 ans.

Puisque le cycle de feu obtenu dans la région de la Côte-Nord se distingue selon un gradient longitudinal, notre aire d'étude a été restreinte à la portion sud-ouest, ce qui assure une homogénéité du temps de retour du feu et du domaine bioclimatique. Pour ce territoire, parmi les placettes établies par Bouchard et al. (2008), nous avons sélectionné des stations d'inventaire situées dans des peuplements issus de feu d'âges différents afin de former la chronoséquence. Les critères de sélection des stations reposaient sur leur accessibilité, leur drainage mésique (classe 3 sur une échelle de 0 à 6 (Saucier et al., 1994)), leur type de dépôt de surface (qui devait être formé de till) et l'absence de coupe de récupération. Les stations avaient également des compositions forestières représentatives pour la classe d'âge selon la variabilité naturelle observée par Bouchard et al. (2008).

La chronoséquence étudiée est constituée de 25 stations, dont 6 dans la classes d'âge de 20 à 50 ans, 6 dans la classe d'âge de 50 à 100 ans, 5 dans la classe d'âge de 100 à 150 ans, 4 dans la classe d'âge de 150 à 200 ans et 6 autres dans la classe d'âge de plus de 200 ans. L'inventaire des plantes vasculaires a été réalisé sur l'ensemble de ces stations. Dans le cas des bryophytes, la charge de travail associée à leur identification a limité l'échantillonnage à 6 stations dans la classe d'âge de 20 à 50 ans, 6 dans la classe d'âge de 50 à 100 ans, 4 dans la classe d'âge de 100 à 150 ans, 3 dans la classe d'âge de 150 à 200 ans et 3 dans la classe d'âge de plus de 200 ans.

1.2.3 Récolte des données

Pour chacune des stations, nous avons établi une placette circulaire d'inventaire ayant un rayon de 11,28 m et couvrant une surface de 400 m². Diverses mesures sur les bryophytes, les plantes vasculaires et les variables environnementales y ont été récoltées durant les étés 2009 et 2010.

1.2.3.1 Structure et composition du peuplement

Les arbres vivants des essences commerciales ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) supérieur à 9,0 cm ont été identifiés et mesurés et leur classe d'étagement a été notée. Les essences commerciales ayant été considérées sont l'épinette noire, l'épinette blanche, le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc, le mélèze et le sapin baumier. Les chicots ayant un DHP supérieur à 9,0 cm ont été dénombrés. Le volume total de débris ligneux grossiers (DLG) à l'intérieur de la placette a été obtenu en mesurant tout le bois mort faisant plus de 1 m de longueur et ayant au moins une extrémité d'un diamètre supérieur à 9,0 cm. Afin de calculer le volume de chaque DLG présent dans l'ensemble de la placette d'inventaire, nous avons utilisé la formule conique-paraboloïde (Fraver et al., 2007).

À l'intérieur de la placette de 400 m², 20 quadrats de 4 m² ont été établis afin de dénombrer les gaules des espèces commerciales. Cinq quadrats ont été établis vers chaque point cardinal. Une gaule est définie comme un arbre ayant une hauteur supérieure à 1,3 m, mais dont le DHP était inférieur à 9,1 cm. La régénération des espèces commerciales a été mesurée dans 4 quadrats de 1 m², un pour chaque point cardinal, niché dans le coin supérieur gauche du deuxième quadrat d'inventaire de 4 m², à partir du centre. Tous les semis des espèces arborescentes dont la hauteur était inférieure à 1,3 m ont été identifiés et dénombrés.

L'ouverture de la canopée a été estimée pour chaque placette d'inventaire à l'aide d'une photographie hémisphérique. De plus, l'épaisseur des bryophytes vivantes et

des différentes couches formant la matière organique accumulée jusqu'au sol minéral, selon l'échelle de décomposition de Von Post ont été mesurés à 4 endroits dans la placette. Ces mesures se trouvaient dans les points intercardinaux, à 4 mètres du centre de la placette et à 50 cm de tout gros obstacle (roche, souche). Le type de drainage et de dépôt de surface de la station a été identifié.

1.2.3.2 Inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes

L'inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes sur le sol, sur les débris ligneux et sur le pied des arbres a été réalisé dans 20 quadrats de 1 m², soit 5 par point intercardinal. Le premier quadrat était à 2 mètres du centre de la placette et 4 mètres séparaient les quadrats entre eux. Les quadrats ont été disposés de façon à éviter les endroits pouvant avoir été largement piétinés, soit le centre de la placette. Ceci plaçait 8 quadrats légèrement hors de la limite de la placette d'inventaire sans toutefois trop s'en éloigner.

Pour chaque quadrat, les espèces de plantes vasculaires ont été identifiées et leur pourcentage de recouvrement estimé. Le recouvrement de l'ensemble des bryophytes et des espèces individuelles a été estimé, les espèces dont le recouvrement était inférieur à 1% obtenant la mention « traces » (TR). Lors des analyses statistiques, une valeur arbitraire de 0,1% a été attribuée à cette mention. L'échantillonnage a été effectué de façon à récupérer un échantillon de tous les substrats colonisés et de toutes les espèces présentes dans le quadrat. Un nom a été attribué aux échantillons qui ont ensuite été séchés pour une identification a posteriori en laboratoire. Nous avons échantillonné les bryophytes poussant sur les troncs d'arbre jusqu'à une hauteur de 30 cm ; celles poussant sur la base d'un chicot l'étaient jusqu'à une hauteur de 1 mètre. Outre les débris ligneux grossiers, les débris mesurant entre 2,0 et 9,0 cm étaient considérés comme des débris ligneux moyens et ceux inférieurs à 2,0 cm comme de petits débris ligneux. Le recouvrement des différents substrats présents ont également été estimé : les débris

ligneux, les souches, le type de litière au sol, le sol minéral, les roches... L'identification des plantes a été effectuée suivant la Flore Laurentienne (Marie-Victorin et al., 2002), Ireland (1982) et la Flore des bryophytes du Québec-Labrador (Faubert, 2012). Les espèces *Vaccinium angustifolium* Ait. et *Vaccinium myrtilloides* Michx. et les espèces de *Salix* spp, de *Carex* spp et d'*Amelanchier* spp n'ont pas été distinguées entre elles. Les saules présents étaient sous la forme arbustive seulement. 4 espèces décrites dans Marie-Victorin et al. (2002) sont susceptibles de se trouver dans l'habitat échantillonné : *Salix rigida* Mühl., *Salix discolor* Mühl., *Salix Bebbiana* Sarg., ainsi que *Salix humilis* Marsh.. Pour l'*Amelanchier*, 3 espèces peuvent se retrouver dans l'habitat : *Amelanchier stolonifera* Wiegand., *Amelanchier laevis* Wiegand. et *Amelanchier Bartramiana* (tausch) Roemer.. Nous avons noté la présence de *Carex trisperma* Dewey., mais le grand nombre de carex sans épi ne permettait pas la distinction de cette espèce de d'autres espèces. De nombreux spécimens n'ont pu être identifiés à l'espèce dû au faible développement de la plante : *Viola* spp, la famille des Graminées, *Rubus* spp et *Aster* spp. Chacun de ces taxons présentait une seule occurrence pour l'ensemble du dispositif expérimental, garantissant la présence d'une seule espèce.

1.2.4 Analyses

Les espèces de plantes vasculaires ont été divisées en quatre groupes morphologiques différents : a) les arbustes, b) les herbacées, c) les fougères, prêles et lycopodes et d) les éricacées. Quant à elles, les bryophytes ont été divisées en trois groupes taxonomiques : les mousses, les hépatiques et les sphaignes. Une classification basée sur la stratégie de vie des espèces combinant la durée de vie attendue de la plante et la taille et quantité de spores produites a été utilisée pour les bryophytes (During, 1992) (Tableau 1.1). La classification des espèces rencontrées se trouve dans l'Annexe A.2. Cette classification produit des groupes de plantes assez hétérogènes, mais constitue une bonne représentation des capacités de dispersion et de régénération après une perturbation.

Le recouvrement moyen et la richesse spécifique moyenne ont été calculés à l'échelle de la placette pour les groupes de plantes vasculaires et de bryophytes. Nous avons utilisé le pourcentage de recouvrement total de l'ensemble du groupe à l'intérieur des 20 quadrats échantillonnés par placette et nous avons appliqué la moyenne sur l'ensemble des placettes formant la classe d'âge. Pour le recouvrement moyen de chaque espèce individuelle, nous avons procédé de la même manière que pour les groupes d'espèces. La fréquence moyenne des espèces a été déterminée par la proportion du nombre total de quadrats où l'espèce était trouvée dans la placette et une moyenne a été faite pour la classe d'âge. L'indice de Shannon et l'indice d'équitabilité de Pielou ont été calculés pour les plantes vasculaires, mais pas pour les bryophytes puisque la faible abondance d'une majorité d'espèces rendait ces indices peu pertinents. L'indice de Shannon permet de quantifier la biodiversité d'un milieu en utilisant la richesse et l'abondance des espèces (Shannon et Weaver, 1963). Plus grande est la valeur obtenue, plus l'habitat est riche et diversifié. L'équitabilité de Pielou, qui a été calculée à partir de l'indice de Shannon et qui varie entre 0 et 1, représente le degré de diversité atteint par rapport au maximum possible si toutes les espèces étaient représentées par un même nombre d'individus (régularité de la distribution entre les espèces dans un habitat) (Pielou, 1966). Le nombre total d'espèces à l'échelle de la placette inclut chaque espèce présente au moins une fois parmi les 20 quadrats. Pour sa part, la richesse des substrats a été calculée en additionnant tous les types de substrat présents dans chaque quadrat. La fréquence de chaque type de substrat à l'intérieur de chaque station a été obtenue en additionnant le nombre de quadrat où le type de substrat était présent. Pour déterminer les différences de ces diverses mesures entre les classes d'âge, nous avons préféré l'analyse de variance (ANOVA) à la régression linéaire puisqu'elle est plus adaptée à l'analyse de variables discrètes et est plus puissante en présence de peu de traitements (un) et de beaucoup de réplicats (Cottingham, 2005). L'ANOVA était suivie d'un test de Tukey HSD lorsqu'elle indiquait un $p \leq 0,05$.

Tableau 1.1 Classification des stratégies de vie des bryophytes, réalisée en fonction des espèces qui ont été rencontrées (adapté de During, 1992)

Stratégies de vie	Durée de vie	Reproduction	Spores	Écologie	Espèces
Pérennes (P)	10 ans ou plus	Effort de reproduction sexuée très faible	<20 µm et très nombreuses	Habitat stable ou la variation est tolérée : tourbières, parterre forestier	<i>Callicadium haldanianum</i> , <i>Dicranum ontariense</i>
Pérennes tolérantes au stress (PS)				Caractérisée par leur tolérance au stress et leur plasticité morphologique	<i>Barbilophozia barbata</i> , <i>Brachythecium starkei</i>
Pérennes compétitives (PC)				Caractérisée par leur taux de croissance rapide	<i>Bazzania trilobata</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>
Colonisatrices (C)	< 5 ans	Effort de reproduction sexuée et végétative généralement élevé	<20 µm et très nombreuses	Substrats éphémères, leur réapparition est imprévisible	<i>Cephalazia lunulifolia</i> , <i>Herzogiella turfacea</i>
Colonisatrices pionnières (CP)				Capacité à coloniser des environnements très rudes comme les premiers stades de successions primaires	<i>Lophozia ventricosa</i> , <i>Pohlia nutans</i>
Itinérantes «shuttle» (S)	> 5 ans, seul <i>Ptilidium pulcherrimum</i> < 5 ans	Effort de reproduction sexuée et végétative généralement élevé	>20 µm et peu nombreuses	Substrats de longue durée comme les branches des arbres	<i>Frullania oakesiana</i> , <i>Mnium spinulosum</i>
Dominantes (D)	10 ans ou plus	Effort de reproduction sexuée très faible	>20 µm	Sphaignes	<i>Sphognum fallax</i> , <i>Sphagnum fuscum</i>

Nous avons effectué deux analyses de redondance (RDA) (Ter Braak, 1987) afin d'associer la composition des espèces de plantes vasculaires et celle des espèces de bryophytes à l'échelle de la placette aux variables environnementales caractérisant la placette. Les variables environnementales ont été normalisées avant d'effectuer les analyses. Les variables utilisées ont été mesurées à l'échelle de la placette ou proviennent d'une moyenne de variables mesurées à l'échelle du quadrat. La première RDA incluait les espèces de plantes vasculaires, sous forme de présence et d'absence, présentant cinq occurrences et plus dans l'ensemble des stations échantillonnées. Nous y avons inclus des variables représentant le sol forestier et les différents substrats présents (le pourcentage de recouvrement des feuilles et des aiguilles dans la litière, des lichens, du sol exposé, des roches exposées, des souches, des petits débris ligneux (DLP), des bryophytes et l'épaisseur de la couche organique (MO)) et des variables représentant la composition et la structure du peuplement (le nombre de gaules et de semis, la surface terrière en feuillus, en épinette noire (EPN) et en sapin baumier (SAB), l'ouverture de la canopée) et celles représentant la quantité de bois mort (le nombre de chicots et le volume de DLG). Nous avons effectué une deuxième RDA sur le nombre d'espèces inclus dans chaque groupe de stratégie de vie des bryophytes. Nous n'avons pu étudier les bryophytes sur la base de la présence/absence des espèces puisqu'elles étaient trop nombreuses par rapport à notre nombre d'échantillon, inférieur à celui pour les plantes vasculaires. Le nombre de variables environnementales incluses a également été réduit par rapport à la première RDA pour cette même raison (Borcard, 2011). Le pourcentage de recouvrement des feuilles et des aiguilles dans la litière, des lichens, des éricacées, l'épaisseur de la couche organique (MO), la surface terrière en feuillus, en épinette noire et de sapin baumier, l'ouverture de la canopée, le nombre de chicots et le volume de DLG sont les variables utilisées dans cette analyse. Des ellipses ont été ajoutées pour chaque classe d'âge afin de représenter la dispersion des points. Celles-ci représentent l'erreur-type avec un intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne des points.

Pour déterminer les variables environnementales ayant le plus d'effet sur les espèces pour chaque RDA, nous avons utilisé le test de permutations de Monte Carlo (9999 permutations). Nous avons également étudié la partition de la variance entre des sous-ensembles de variables environnementales (Borcard, 2011) entre (1) la présence de sapin baumier et d'épinette noire, (2) les variables représentant les substrats, le bois mort et le parterre forestier, (3) l'ouverture de la canopée et (4) la présence de feuillus et de la régénération.

Afin d'analyser la variabilité de la richesse des plantes vasculaires, des hépatiques et des mousses pour chacun des niveaux d'analyse, nous avons utilisé la «variance components analysis» en suivant la méthode décrite par Crawley (2010). Cette analyse permet de décomposer la variabilité amenée par chaque composante hiérarchique de notre dispositif (classe d'âge, placette, quadrat) et donne la variance expliquée par chacune. Pour analyser et comparer la variabilité de la composition en espèces entre les classes d'âge des différentes perturbations, nous avons appliqué une analyse de correspondance redressée (détendancée) (DCA) (Hill et Gauch, 1980) aux données de présence/absence des plantes vasculaires, des hépatiques, des mousses et du nombre de substrats disponibles. Les espèces ayant moins de cinq occurrences ont été retirées avant d'effectuer les analyses. Les scores des placettes le long du premier axe ont servi à calculer l'étendue de la dispersion des placettes à l'intérieur de chaque classe d'âge, représentant la variabilité de la composition en espèces (Eilersten et al., 1990).

Les analyses ont été effectuées à l'aide de la version 2.12.2 de R pour les analyses univariées et multivariées. Tous les paramètres sont présentés avec leur erreur-type.

1.3 Résultats

Nous avons identifié 57 espèces de plantes vasculaires. Elles sont énumérées avec leur fréquence et leur abondance moyenne pour chacune des classes d'âge et des types de perturbation à l'Annexe A.1.

1.3.1 Changements temporels des variables environnementales

Les valeurs des variables environnementales en fonction de la classe d'âge sont listées au Tableau 1.2. L'épinette noire domine la cohorte post-feu de 50 à 150 ans. Lors de la sénescence de cette cohorte qui survient environ 150 ans après feu, un changement de dominance dans le couvert forestier se produit. Le sapin baumier devient plus abondant, mais l'épinette noire demeure tout de même présente. La présence de feuillus dans les premiers stades de la succession engendre une forte proportion de feuilles dans la litière, qui est remplacée par une litière d'aiguilles avec la diminution de la présence de feuillus dans le couvert. Le volume de DLG au sol varie grandement dans le temps. Le volume est d'abord important dans la classe d'âge de 20 à 50 ans. Il diminue considérablement dans la classe d'âge de 50 à 100 ans pour remonter dans celle de 100 à 150 ans et être le plus élevé dans la classe de 150 à 200 ans. Le volume de DLG redescend dans la classe d'âge la plus vieille, mais demeure plus élevé que dans les peuplements entre 50 à 150 ans.

Tableau 1.2 Caractéristiques des stations échantillonnées en fonction du temps après feu. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). Les indices ajoutés à quelques valeurs indiquent un nombre réduit d'échantillons (n).

	20-50 ans	50-100 ans	100-150 ans	150-200 ans	>200 ans	F	p
	n = 6	n = 6	n = 5	n = 4	n = 6		
ST total (m ² /ha)	0.48 (0.25)a	27.0 (5.7)b	35.5 (1.1)b	25.6 (3.0)b	24.1 (3.2)b	15.1	<0.01
ST Feuillus	0.12 (0.06)	2.6 (1.6)	2.4 (1.1)	0.69 (0.50)	0.21 (0.14)	1.8	0.2
ST EPN	0.25 (0.18)a	21.6 (6.5)bc	32.6 (1.9)b	5.8 (1.6)a	9.2 (2.3)ac	12.9	<0.01
ST SAB	0.10 (0.10)a	0.93 (0.48)a	0.20 (0.15)a	17.2 (2.7)b	14.7 (3.8)b	15.3	<0.01
DHP moyen des arbres marchands(cm)	7.0 (2.2)a	14.2 (0.6)b	18.0 (0.3)b	17.8 (1.1)b	16.2 (0.9)b	12.8	<0.01
Nombre de gaules (par 80m ²)	84.7 (15.3)b	14.7 (5.9)a	3.0 (1.4)a	26.2 (9.3)a	23.0 (6.8)a	12.3	<0.01
Nombre de plants en régénération (par 4m ²)	3.5 (1.5)a	3.5 (1.6)a	12.6 (5.1)a	17.3 (4.9)ab	34.8 (7.8)b	7.8	<0.01
Nombre de chicots (par 400m ²)	14.2 (3.9)	21.7 (7.1)	23.0 (2.6)	6.0 (3.2)	20.2 (3.0)	2.0	0.13
DLG total (m ³ /ha)	105.2 (31.4)cd	28.7 (8.8)ab	69.9 (12.8)bc	176.7 (23.4)d	86.9 (9.3)bc	6.9	<0.01
Bases de chicots (%)	0.79 (0.27)	0.18 (0.10)	0.16 (0.15)	0.43 (0.25)	0.35 (0.14)	1.9	0.14
Épaisseur de MO (mm)	136.9 (24.8) ⁵	198.1 (19.0) ⁵	224.7 (10.7) ⁴	193.4 (27.5)	228.2 (11.6)	2.3	0.09
Couvert de feuilles (%)	45.2 (4.9)b	10.6 (5.1)a	10.2 (4.9)a	5.8 (1.0)a	3.9 (1.1)a	18.3	<0.01
Couvert d'aiguilles (%)	6.9 (3.4)	5.8 (1.7)	7.9 (1.4)	13.6 (5.4)	8.0 (1.7)	1.0	0.4
Sol exposé (%)	0.28 (0.13)	0.0 (0.0)	0.55 (0.55)	0.0 (0.0)	0.21 (0.14)	0.8	0.53
Roche exposé (%)	0.52 (0.21)	0.44 (0.41)	0.0 (0.0)	0.06 (0.06)	0.13 (0.07)	1.0	0.43
Ouverture de la canopée (%)	21.3 (0.3)	15.9 (5.7)	16.8 (3.1) ³	13.6 (0.6) ³	13.5 (0.5) ³	1.1	0.39
Couvert de lichens (%)	2.7 (0.6)	6.7 (5.7)	0.6 (0.1)	0.6 (0.0)	0.6 (0.1)	0.9	0.48

n = nombre d'échantillon, ST = surface terrière, DHP = diamètre à hauteur de poitrine, DLG = débris ligneux grossier, MO = matière organique, BOP = bouleau à papier, EPN = épinette noire, SAB = sapin baumier.

1.3.2 Effet du feu sur les plantes vasculaires

1.3.2.1 Changements temporels de la diversité des plantes vasculaires

La richesse des plantes vasculaires et des différents groupes morphologiques est maximale dans les plus jeunes peuplements (Tableau 1.3 et Figure 1.2). Ce sont les groupes des arbustes et des fougères, prêles et lycopodes qui sont particulièrement diversifiés (richesse, indice de Shannon pour les arbustes) en début de succession alors qu'ils le sont moins dans les peuplements des classes d'âge de 50 à 100 ans et de 100 à 150 ans. D'ailleurs la diversité la plus faible en plantes vasculaires est observée dans la classe de 50 à 100 ans. Une remontée de la richesse en plantes vasculaires a lieu dans les peuplements de la classe d'âge de 150 à 200 ans, entrant dans le stade de vieille forêt. Le groupe des fougères, prêles et lycopodes est particulièrement riches dans ces peuplements et l'indice de Shannon des herbacées est le plus élevé (riche et diversifié, abondance équitable des espèces), alors que les autres groupes d'espèces présentent une diversité intermédiaire. La plus grande richesse de l'ensemble des plantes vasculaires observée entre 150 et 200 ans n'est pas maintenue dans les peuplements de plus de 200 ans. Ainsi, la diversité de tous les groupes de plantes est similaire à celle trouvée entre 50 et 150 ans. Toutefois, l'indice de Shannon des herbacées est plus élevé que celui des peuplements de moins de 150 ans. Le groupe des éricacées ne présente pas de changement temporel ni en diversité ni en abondance.

Très peu de la variabilité de la richesse en plantes vasculaires est expliquée par la classe d'âge (Tableau 1.4). La placette est à l'origine de davantage de variabilité, mais c'est à l'échelle du quadrat que la majorité de la variabilité de la richesse est trouvée, avec 52% de celle-ci.

Tableau 1.3 Abondance, richesse spécifique et indices de diversité moyens des groupes d'espèces de plantes vasculaires selon le temps après feu. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). **n = nombre d'échantillon**

	20-50 ans n = 6	50-100 ans n = 6	100-150 ans n = 5	150-200 ans n = 4	>200 ans n = 6	F	p
Plantes vasculaires							
Abondance	33.7 (7.6)	15.1 (6.8)	29.4 (3.8)	16.8 (1.5)	24.7 (4.0)	2.0	0.13
Richesse spécifique	21.2 (2.4)b	10.2 (1.8)a	16.4 (2.6)ab	20.3 (1.3)b	14.7 (1.9)ab	4.6	<0.01
Nombre total d'espèces (57)	42	22	34	35	32		
Indice de Shannon	1.99 (0.04)	1.58 (0.19)	1.80 (0.20)	2.34 (0.08)	1.61 (0.25)	2.6	0.06
Équitabilité de Pielou	0.66 (0.03)	0.69 (0.04)	0.64 (0.05)	0.77 (0.02)	0.60 (0.08)	1.3	0.29
Herbacées							
Abondance	15.6 (4.3)	5.6 (2.7)	11.5 (1.5)	9.4 (1.8)	11.6 (4.8)	1.1	0.39
Richesse spécifique	9.7 (1.0)	6.2 (1.4)	10.0 (1.3)	11.5 (0.5)	9.5 (1.5)	2.4	0.08
Nombre total d'espèces (26)	15	10	17	14	17		
Indice de Shannon	0.97 (0.13)a	1.04 (0.15)a	1.06 (0.23)a	1.80 (0.12)b	1.54 (0.15)ab	5.2	<0.01
Équitabilité de Pielou	0.47 (0.08)ab	0.66 (0.09)ab	0.45 (0.07)a	0.76 (0.04)b	0.72 (0.05)ab	4.0	0.01
Arbustes							
Abondance	6.1 (2.0)b	0.8 (0.4)a	1.4 (0.7)a	3.5 (1.1)ab	0.9 (0.3)a	4.5	<0.01
Richesse spécifique	3.5 (0.8)b	2.2 (0.5)a	3.8 (1.0)a	2.0 (0.7)ab	2.3 (0.6)a	4.9	<0.01
Nombre total d'espèces (17)	15	7	9	7	7		
Indice de Shannon	1.16 (0.11)b	0.58 (0.11)a	0.43 (0.15)a	0.71 (0.16)ab	0.68 (0.16)ab	4.9	<0.01
Équitabilité de Pielou	0.72 (0.04)	0.72 (0.11)	0.43 (0.14)	0.52 (0.10)	0.56 (0.08)	1.9	0.16
Fougères, prêles et lycopodes							
Abondance	2.0 (0.8)b	0.1 (0.1)a	0.5 (0.5)ab	1.3 (0.6)ab	0.2 (0.1)ab	3.1	0.04
Richesse spécifique	3.7 (0.7)c	0.3 (0.2)a	0.8 (0.8)ab	3.5 (1.0)bc	0.8 (0.5)ab	6.5	<0.01
Nombre total d'espèces (10)	8	1	4	10	4		
Indice de Shannon	0.98 (0.18)	0	1.14 (1.14)	0.80 (0.31)	0.88 (0.19)	0.2	0.91
Équitabilité de Pielou	0.82 (0.07)	0	0.82 (0.82)	0.68 (0.15)	0.99 (0.01)	1.0	0.46
Éricacées							
Abondance	10.0 (3.3)	8.6(4.4)	16.1 (2.8)	2.5 (0.8)	12.1 (4.7)	1.4	0.27
Richesse spécifique	3.0 (0.4)	3.6 (0.2)	2.8 (0.7)	2.3 (0.6)	2.2 (0.5)	1.4	0.26
Nombre total d'espèces (4)	4	4	4	4	4		
Indice de Shannon	0.75 (0.18)	0.77 (0.13)	0.92 (0.18)	0.67 (0.12)	0.70 (0.25)	0.3	0.89
Équitabilité de Pielou	0.55 (0.12)	0.72 (0.06)	0.67 (0.12)	0.66 (0.07)	0.53 (0.17)	0.5	0.71

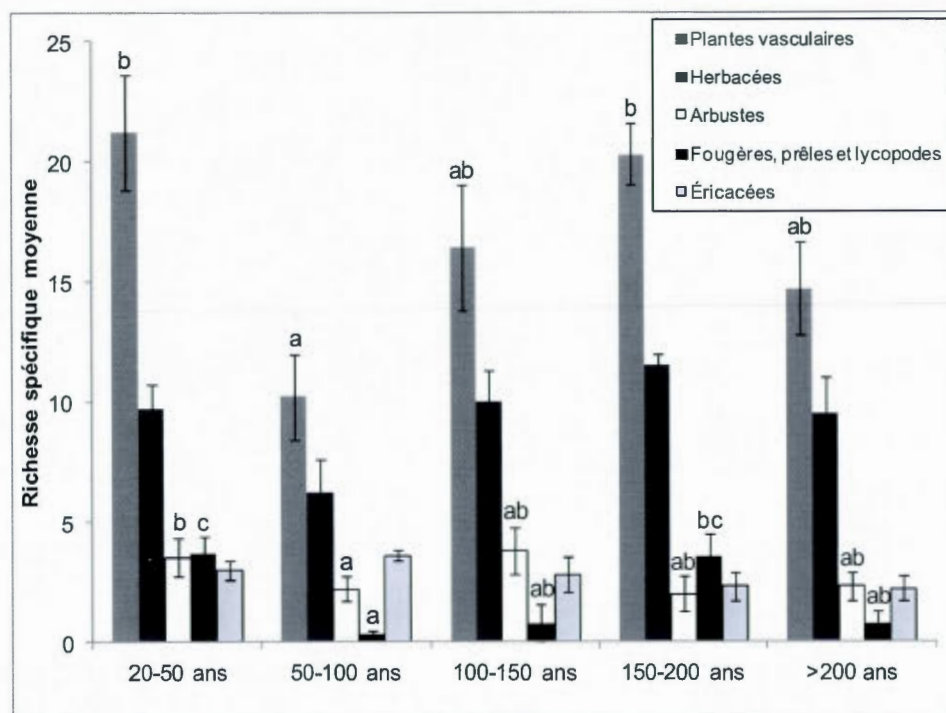


Figure 1.2 Richesse spécifique moyenne de l'ensemble des plantes vasculaires et des différents groupes morphologiques en fonction du temps écoulé après un feu de forêt. Les lettres présentes pour certains groupes morphologiques signifient qu'il y a une différence entre la richesse des classes d'âge à l'intérieur de ces groupes. Les bandes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles.

Tableau 1.4 Pourcentage de la variabilité de la richesse exprimée par chaque échelle du design expérimental obtenu par une « variance components analysis »

	Richesse des plantes vasculaires	Richesse des hépatiques	Richesse des mousses	Richesse des substrats
Classe d'âge	10.27	25.12	24.72	5.43
Station	37.62	14.88	21.86	19.29
Intra station	52.11	60.00	53.41	75.28

1.3.2.2 Relation entre l'habitat et les plantes vasculaires

L'analyse de redondance (RDA) montre une différence dans les conditions environnementales et les assemblages d'espèces de plantes vasculaires entre certaines classes d'âge (Figure 1.3). La RDA a permis d'expliquer 42,6% de la variance de la relation espèce-environnement par les deux premiers axes canoniques, avec un pourcentage cumulatif de 62,5% pour les quatre axes.

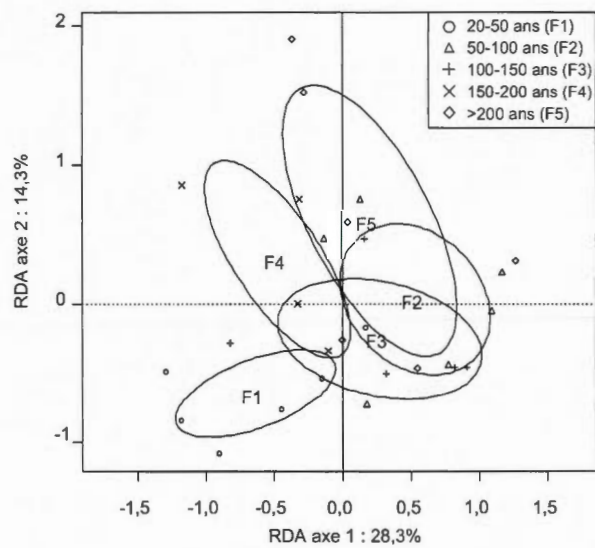
Le premier axe (28,3 %) représente un gradient entre les peuplements ouverts ou partiellement ouverts et les peuplements complètement fermés formés d'épinette noire. Une plus forte abondance de certaines espèces intolérantes à l'ombre, provenant des groupes des arbustes et fougères, prêles et lycopodes (*Lycopodium obscurum* (LYO), *Lycopodium clavatum* (LYC), *Lycopodium lucidulum* (LYL) *Diervilla lonicera* (DIE), *Salix spp* (SAL), *Cornus canadensis* (CON), *Sorbus americana* (SOA), *Alnus rugosa* (AUR)), combinée à une plus grande ouverture de la canopée, un plus grand recouvrement de feuilles dans la litière, un plus faible recouvrement de bryophyte au sol et une grande quantité de gaules distinguent les peuplements ouverts de ceux fermés (Figure 1.3 b et c). Les peuplements s'ordonnent ensuite selon la différence retrouvée entre les peuplements partiellement ouverts, formant le second axe de la RDA (14,3 %). La présence du sapin baumier est donc une variable importante pour distinguer les stations selon cet axe (Figure 1.3 c).

Les peuplements les plus ouverts avec feuillus et ceux avec sapin baumier sont plus diversifiés que les peuplements d'épinette noire qui contiennent majoritairement des éricacées (Figure 1.3 b et c). Le sapin baumier apparaît abondamment dans les peuplements de plus de 150 ans. Ainsi, une grande variabilité est présente dans la classe d'âge >200 ans, autant dans le cas des conditions environnementales que dans celui de la composition en plantes vasculaires (Figure 1.3 a). À l'intérieur de la RDA, les variables environnementales ayant un plus grand impact sur les assemblages de plantes vasculaires dans l'habitat sont la surface terrière de sapin baumier et d'épinette noire, le volume de DLG, le pourcentage de recouvrement de feuilles dans la litière et de bryophytes, le nombre de gaules et l'épaisseur de la

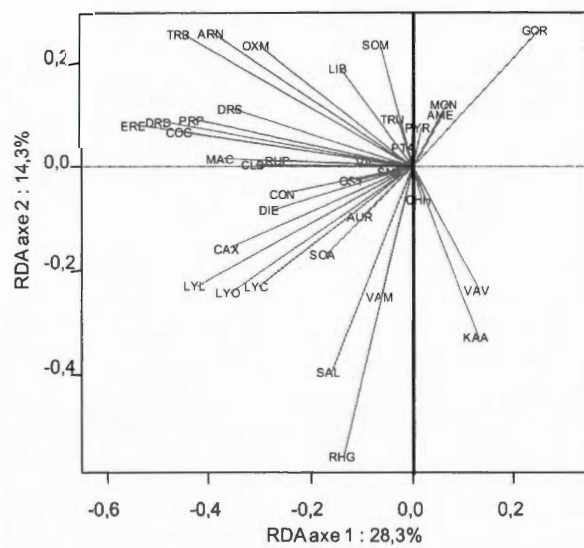
couche organique (Figure 1.3 c). La partition de la variance de la RDA entre des groupes de variables (Tableau 1.5 et Figure 1.4) montre qu'une plus grande part de la variance est produite par les variables représentant les caractéristiques du parterre forestier (bois mort, substrats, lichens et bryophytes), suivi par la présence de feuillus et de la régénération. Peu de variance dans la composition des plantes vasculaires est expliquée par la présence de sapin baumier et de l'épinette noire et par l'ouverture de la canopée.

Lorsque la composition en espèces est analysée à l'aide d'une DCA (Tableau 1.6), la classe d'âge la plus âgée présente le plus de variabilité entre les assemblages de plantes vasculaires retrouvés dans les peuplements qui la composent. C'est à l'intérieur des classes de 20 à 50 ans et de 100 à 200 ans que moins de variabilité est retrouvée.

a) Stations



b) Espèces de plantes vasculaires



c) Variables environnementales

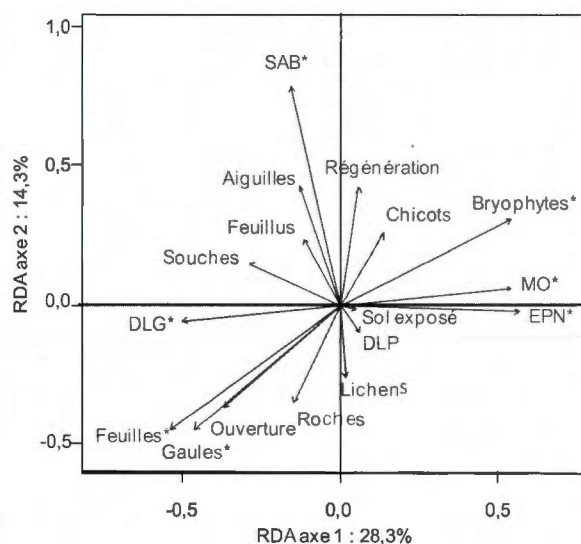


Figure 1.3 RDA des plantes vasculaires et des variables environnementales de peuplements après feu classés selon le temps depuis la perturbation : a) sites b) espèces ayant au minimum 5 occurrences et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) **SAB** : surface terrière en sapin baumier, **EPN** : surface terrière en épinette noire, **Feuillus** : surface terrière de l'ensemble des espèces de feuillus, **Régénération** : nombre de plantules, **Gaules** : nombre de gaules, **Bryophytes** : % de recouvrement des bryophytes au sol, **MO** : épaisseur de la couche organique, **Sol exposé** : % de recouvrement de sol minéral exposé, **Lichens** : % de recouvrement des lichens, **Roches** : % de recouvrement des roches, **Ouverture** : % d'ouverture de la canopée, **Feuilles** : % de recouvrement de la litière de feuilles, **Aiguilles** : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, **DLG** : volume de débris ligneux grossiers, **DLP** : volume de petits débris ligneux, **Chicots** : nombre de chicots et **Souches** : % de recouvrement de pied de chicots

Tableau 1.5 Portions de la variance des données de présence/absence des plantes vasculaires et de la richesse spécifique des stratégies de vies des bryophytes expliquées par les sous-ensembles de variables environnementales

Sous-ensembles de variables environnementales	Plantes vasculaires	Bryophytes
Surface terrière d'épinette noire et sapin baumier	2,8%	34,1%
Substrats, bois mort et composition du parterre forestier	11,3%	12,7%
Ouverture de la canopée	3,1%	2,9%
Surface terrière de feuillus et présence de régénération	8,0%	6,2%
Variance résiduelle	73,9%	42,6%

Tableau 1.6 Dispersion des scores par classe d'âge sur l'axe 1 à l'intérieur des DCA effectuées pour chaque groupe d'espèces

	Plantes vasculaires			Hépatiques			Mousses			Substrats		
	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue
20-50 ans	-0.70	-0.0	0.70	-0.37	1.22	1.59	-0.59	-0.20	0.39	-0.21	0.04	0.25
50-100 ans	-0.28	1.09	1.37	-0.49	1.16	1.65	-0.18	0.80	0.98	-0.61	0.13	0.74
100-150 ans	-0.14	0.78	0.93	-0.34	0.96	1.30	-0.10	0.82	0.92	-0.11	0.39	0.50
150-200 ans	-0.66	0.10	0.76	-0.32	-0.02	0.30	-0.06	0.21	0.27	0.05	0.19	0.14
>200 ans	-0.34	1.58	1.92	-0.52	-0.38	0.14	0.38	0.85	0.47	-0.12	0.06	0.17

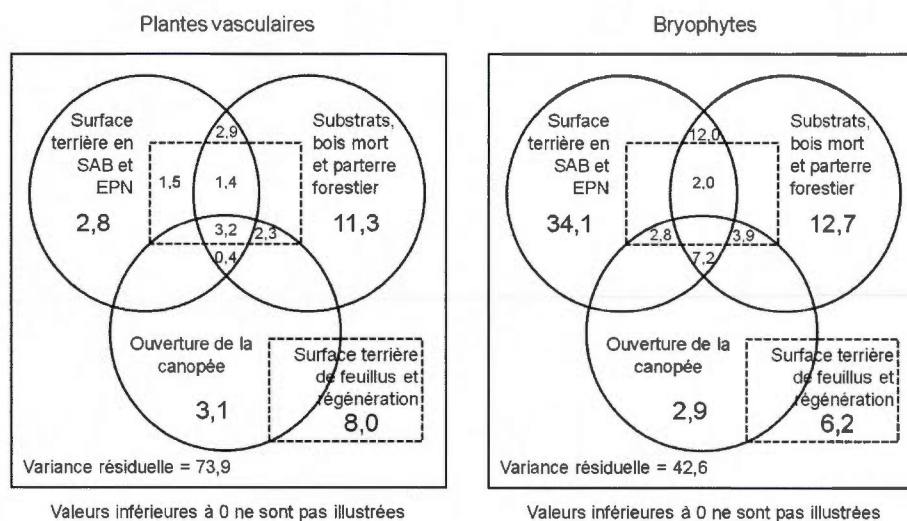


Figure 1.4 Portions (%) expliquées de la variance des données de présence/absence des plantes vasculaires et de richesse spécifique des stratégies de vies des bryophytes par quatre sous-ensembles de variables environnementales. Les trois cercles représentent chacun un sous-ensemble alors que les rectangles pointillés représentent un seul sous-ensemble. Les portions inscrites dans les zones partagées entre différents sous-ensembles consistent en la variance expliquée partagée entre ceux-ci.

1.3.4 Effet du feu sur les bryophytes

1.3.4.1 Changements temporels de la diversité des bryophytes

Pour réaliser cette étude, 7 000 spécimens de bryophytes ont été identifiés. Ils appartenaient à 105 espèces, énumérées avec leur fréquence et abondance moyenne par classe d'âge à l'Annexe A.2.

Le couvert des bryophytes augmente rapidement de la première à la seconde classe d'âge grâce à l'accroissement des mousses sur le sol forestier (Tableau 1.7 et Figure 1.5). La richesse de l'ensemble des bryophytes est plus élevée dans les jeunes peuplements et dans ceux âgés entre 150 et 200 ans. Pour les classes d'âge intermédiaires, on observe une diminution significative de tous les groupes de bryophytes par rapport aux valeurs des peuplements les plus jeunes, exception faite des hépatiques. Une remontée de la richesse de tous les groupes de bryophytes est observée entre 150 et 200 ans. Cette classe d'âge contient la richesse la plus grande d'entre toutes les classes d'âge pour redescendre ensuite à un niveau similaire à celui trouvé en tout début de succession.

La variabilité de la richesse des hépatiques, des mousses et du substrat provient du plus petit niveau du dispositif expérimental, le quadrat (Tableau 1.4). La classe d'âge est à l'origine d'une quantité équivalente de variabilité de ces deux groupes de bryophytes. Le niveau de la placette en produit légèrement moins pour les hépatiques que pour les mousses.

Tableau 1.7 Abondance et richesse spécifique moyenne des groupes d'espèces de bryophytes selon le temps après feu. Le titre de la ligne « Nombre total d'espèces » est suivi du nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble du dispositif expérimental. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). **n = nombre d'échantillon**

	20-50 ans n = 6	50-100 ans n = 6	100-150 ans n = 4	150-200 ans n = 3	>200 ans n = 3	F	
Nombre de microhabitats échantillonnés	2.7 (0.2)ab	1.6 (0.4)a	1.4 (0.5)a	3.5 (0.4)b	2.4 (0.5)ab	4.3	0.01
Bryophytes							
Abondance	30.3 (5.7)a	67.7 (7.4)b	60.8 (12.7)ab	65.3 (5.4)b	72.5 (0.7)b	5.8	<0.01
Richesse en espèces	43.3 (1.9)bc	28.8 (3.9)ab	30.0 (9.2)a	54.7 (2.0)c	40.7 (3.8)abc	6.2	<0.01
Nombre total d'espèces (105)	81	61	51	72	53		
Mousses							
Abondance	26.5 (5.4)a	65.1 (8.4)b	59.8 (12.8)ab	55.5 (10.1)ab	67.7 (2.4)b	4.7	<0.01
Richesse en espèces	24.0 (1.5)b	15.2 (2.4)a	16.3 (5.6)a	25.3 (1.3)b	17.7 (2.0)ab	3.8	0.02
Nombre total d'espèces (57)	43	34	29	36	24		
Sphaignes							
Abondance	4.2 (2.2)	2.4 (2.0)	0.7 (0.7)	12.1 (6.8)	4.0 (2.1)	1.9	0.15
Richesse en espèces	3.3 (0.7)bc	1.5 (0.8)ab	0.3 (0.3)a	4.7 (0.7)c	1.0 (0.0)abc	5.1	<0.01
Nombre total d'espèces (10)	7	4	1	6	1		
Hépatiques							
Abondance	0.5 (0.3)	0.2 (0.1)	0.3 (0.2)	0.4 (0.1)	0.8 (0.4)	1.0	0.43
Richesse en espèces	16.0 (1.5)ab	12.2 (2.4)a	13.7 (4.1)a	24.7 (1.2)b	21.7 (1.5)ab	4.8	<0.01
Nombre total d'espèces (38)	31	23	21	30	28		

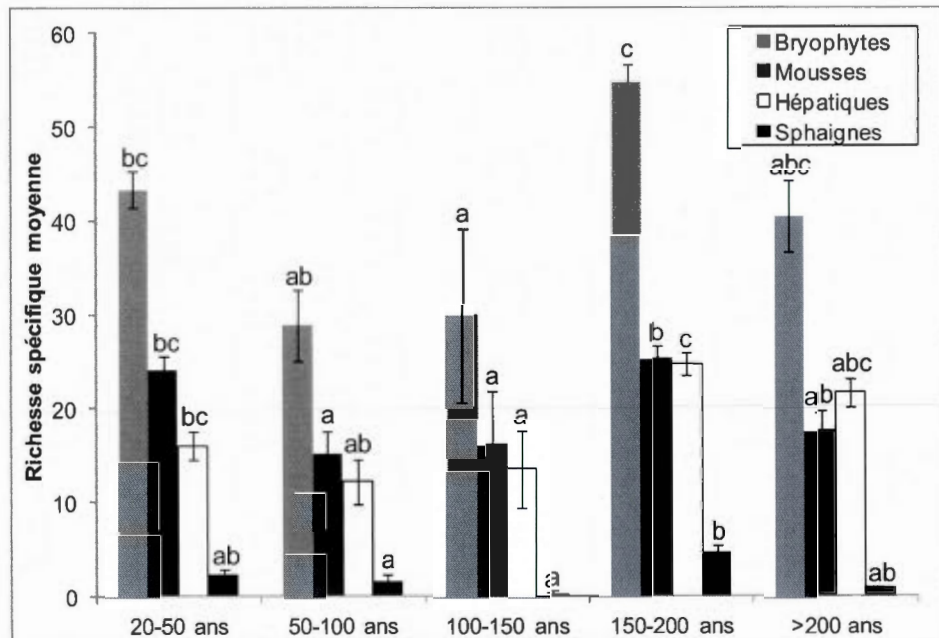


Figure 1.5 Richesse spécifique moyenne de l'ensemble des bryophytes et des différents groupes de bryophytes en fonction du temps écoulé après un feu de forêt. Les lettres présentes pour certains groupes morphologiques signifient qu'il y a une différence entre la richesse des classes d'âge à l'intérieur de ces groupes. Les bandes surmontées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles.

1.3.4.2 Relation entre l'habitat et les bryophytes

La RDA effectuée avec les sept groupes de bryophytes classées selon leur stratégie de vie montre une distinction importante entre les classes d'âge (Figure 1.6 a). Les deux premiers axes canoniques de la RDA ont permis d'expliquer 87,6% de la variance de la relation espèce-environnement, avec un pourcentage cumulatif de 96,7% pour les quatre premiers axes.

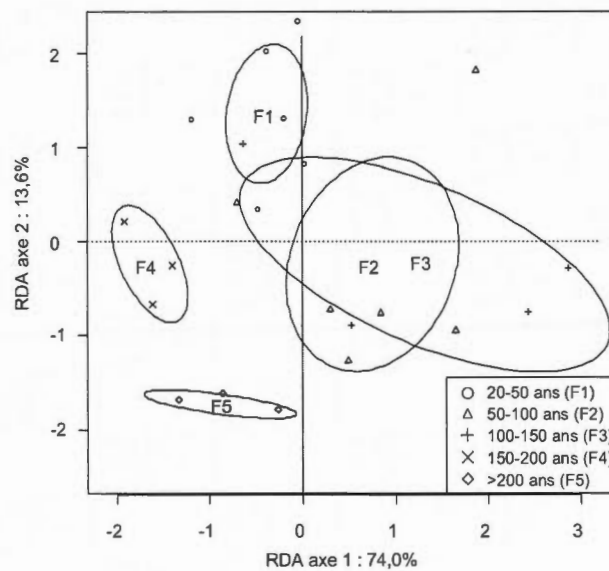
Il y a très peu de chevauchement entre les classes d'âge de la RDA effectuée sur la richesse des groupes de stratégies de vie des bryophytes (Figure 1.6 a). Globalement, la richesse des bryophytes est plus faible dans les peuplements de 50

à 100 ans et de 100 à 150 ans par rapport aux autres peuplements, ce qui est associé à la présence de l'épinette noire et de peu de complexité structurale (Figure 1.6 a et c). Un important enrichissement en bryophytes survient dans les peuplements de plus de 150 ans avec une importance accrue des stratégies colonisatrices et colonisatrices pionnières, ce qui est aussi le cas des peuplements de moins de 50 ans (Figure 1.6 a et b). Le premier axe explique 74 % de la variance espèces-environnement et correspond à un gradient de richesse en bryophytes alors que le second axe, qui correspond à un gradient de fermeture de la canopée, n'en explique que 13,6 %. Les quatre variables qui influencent le plus la composition en bryophytes sont la surface terrière de sapin baumier, la surface terrière d'épinette noire, le volume de DLG et l'abondance des éricacées (Figure 1.6 c). Une plus grande part de la variance (34,1 %) est expliquée par la présence de sapin baumier ou d'épinette noire (Tableau 1.5 et Figure 1.4). Les caractéristiques du parterre forestier (bois mort, substrats, lichen et bryophytes) forment le second sous-ensemble en importance.

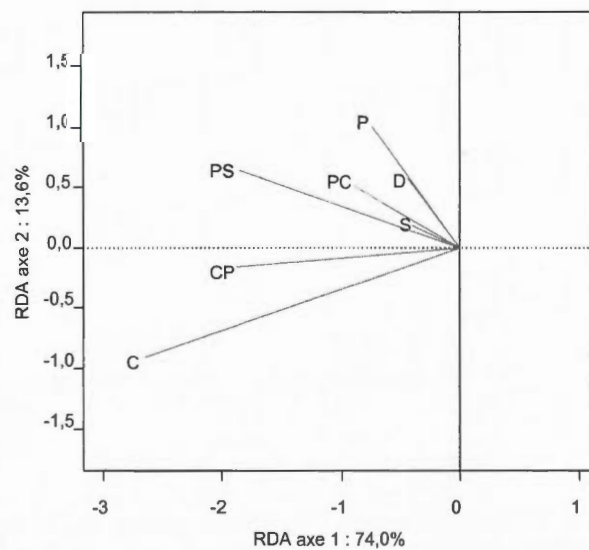
L'augmentation de la richesse en espèces de toutes les stratégies de vie est associée à une augmentation de la présence du sapin baumier et du volume de DLG. Le second axe distingue les stratégies entre elle selon leur préférence pour un habitat ouvert ou fermé. Les espèces pérennes, telles que P, PC, PS, S et D, sont associées à un habitat ouvert avec une grande présence de feuilles dans la litière. Les espèces colonisatrices et les colonisatrices pionnières (C et CP), consistant en une majorité d'hépatiques (30 espèces d'hépatiques et 10 espèces de mousses), sont associées à de grande quantité de DLG et la présence accrue de sapin baumier.

Les classes d'âge de 50 à 100 ans et de 100 à 150 ans présentent plus de variabilité que les autres classes à l'intérieur de la RDA, ce qui peut être expliqué par la variabilité de la composition des mousses (Tableau 1.6). La variabilité de la composition des substrats est également plus grande dans les peuplements âgés de 50 à 150 ans. Toutefois, dans le groupe des hépatiques, il y a une diminution temporelle de la variabilité qui commence après 100 ans.

a) Stations



b) Stratégies de vie des bryophytes



c) Variables environnementales

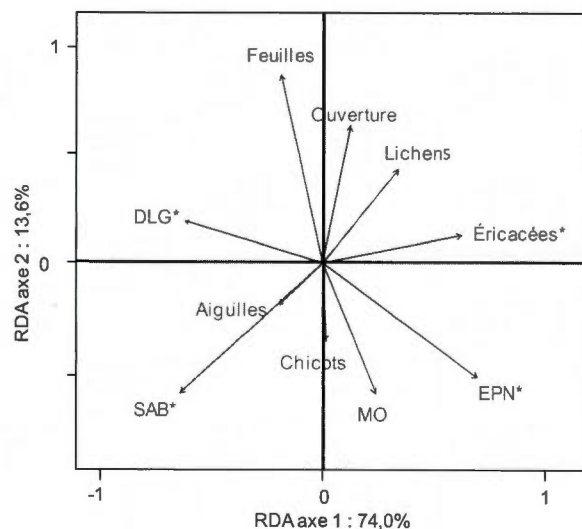


Figure 1.6 RDA des stratégies de vie des bryophytes et des variables environnementales des deux types de perturbation (représentation des corrélations): a) sites b) stratégies de vie des bryophytes : **P** : pérennes, **PS** : pérennes tolérantes au stress, **PC** : pérennes compétitives, **D** : dominantes, **S** : itinérantes, **C** : colonisatrices et **CP** : colonisatrices pionnières, et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires): **SAB** : surface terrière en sapin baumier, **EPN** : surface terrière en épinette noire, **Éricacées** : % de recouvrement des espèces d'éricacées, **MO** : épaisseur de la couche organique, **Lichens** : % de recouvrement des lichens, **Ouverture** : % d'ouverture de la canopée, **Feuilles** : % de recouvrement de la litière de feuilles, **Aiguilles** : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, **DLG** : volume de débris ligneux grossiers et **Chicots** : nombre de chicots.

1.4 Discussion

Un maximum de richesse des plantes vasculaires et non-vasculaires est obtenu dans les peuplements les plus jeunes et dans les peuplements de 150 à 200 ans et

> 200 ans (Figure 1.2 et 1.5), consistant aux moments dans la succession où une plus grande diversité structurelle est trouvée (Figure 1.3 a et Figure 1.6 a). De plus, un important changement dans la composition des plantes vasculaires a lieu en début de succession, comme l'ont observé Rees et Juday (2002) et De Grandpré et al. (1993) (Figure 1.3 a). La variabilité de la composition des différents groupes de plantes répond différemment à la présence d'hétérogénéité dans l'habitat : les plantes vasculaires présentent plus de variabilité dans les peuplements supérieurs à 200 ans, les mousses présentent moins de variabilité dans leur composition lorsqu'il y a plus d'hétérogénéité dans l'habitat et les hépatiques présentent une diminution de la variabilité de leur composition avec le temps (Tableau 1.6).

Changement des attributs structurels

La perte de complexité structurelle des peuplements et la fermeture de la canopée observées en début de succession sont responsables de la diminution de la richesse en plantes vasculaires et non-vasculaires et des changements en composition (Figure 1.3 et Figure 1.6). La communauté de plantes vasculaires perd peu à peu les espèces intolérantes à l'ombre à la suite de la diminution de la luminosité atteignant le sous-bois. De plus, la colonisation par de nouveaux individus est très limitée par la disponibilité des microsites et par la présence de semences dans le milieu environnant (Eriksson et Ehrlén, 1992; De Grandpré et al., 1993; Rees et Juday, 2002). Cette limitation en forêt âgée entre 50 et 150 ans est produite par la dominance des espèces hypnacées, principalement *Pleurozium schreberi* et *Ptilium crista-castrensis*, qui sont favorisées par la fermeture de la canopée (Økland, 1994). Ainsi, la tolérance physiologique, plus que la compétition, explique l'assemblage d'espèces obtenu à la suite de la fermeture de la canopée (Økland et Eilertsen, 1996; Økland et al., 2008) qui se compose d'espèces tolérantes à l'ombre. La présence d'espèces de bryophytes à stratégie de vie pérenne, dominante et itinérante en début de succession n'est pas surprenante puisque ces espèces tolèrent bien les habitats plus ouverts ayant un couvert important de feuilles comme

litière vu leur taille, leur compétitivité et leur tolérance au stress (During, 1992). Il est toutefois probable que la création de micro-habitats caractérisant les milieux perturbés ait pu favoriser des espèces colonisatrices tôt en début de succession, mais ceci n'a pu être capté par notre étude.

Des changements de composition du couvert forestier sont observables à partir de 150 ans dans notre chronoséquence (Figure 1.3 et Figure 1.6). La sénescence de la cohorte post-feu commence et le sapin baumier, qui était présent dans la strate de régénération, augmente son importance dans le couvert. Cette espèce vient généralement à dominer les vieux peuplements, mais l'épinette noire peut conserver sa dominance dans certains milieux (Bouchard et al., 2008; Pham et al., 2004). Le remplacement des arbres de la canopée augmente l'hétérogénéité de l'habitat en complexifiant la structure du peuplement par la création de bois mort et d'une microtopographie sous forme de creux et de monticules (Beatty, 1984). Les perturbations secondaires, telles le chablis et les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette, maintiennent cette hétérogénéité puisque les vieux peuplements constitués de sapin baumier sont davantage susceptibles d'être touchés (Bouchard et al., 2009; Blais, 1983). Les vieilles forêts sont ainsi reconnues pour présenter une complexité structurelle élevée (Harper et al., 2005; Fenton et Bergeron, 2008). Nos résultats démontrant une richesse de plantes non-vasculaires importante dans les vieux peuplements s'ajoutent aux observations de plusieurs études (Fenton et Bergeron, 2008; Lesica et al., 1991; De Grandpré et al., 1993; Gustafsson et Hallingbäck, 1988; Rambo et Muir, 1998) (Figure 1.5). De plus, la répartition des hépatiques devient plus uniforme dans l'habitat avec le temps, ce qui rend leur composition similaire entre les vieux peuplements (Tableau 1.6). De leur côté, les plantes vasculaires présentent plus de variabilité dans leur composition entre les vieux peuplements puisque diverses trajectoires successionales ont pu être emprunté par les peuplements épargnés depuis longtemps par le feu.

Canopée et complexité structurelle

Les attributs structurels du peuplement influencent la distribution et la composition de la végétation de sous-bois (Økland, 2000). La composition en espèces (Beatty, 1984; Légaré et al., 2002), l'étagement et le niveau de fermeture du couvert forestier (Légaré et al., 2002; Hart et Chen, 2006; Økland et al., 2003) régulent la quantité de précipitation, de lumière et de différents nutriments atteignant le sous-bois. Nos résultats montrent que la distinction de la composition des peuplements entre le sapin baumier et l'épinette noire conduit au maintien d'assemblages de plantes de sous-bois qui se distinguent (Figure 1.3 et Figure 1.6). La richesse en bryophytes et en plantes vasculaires des peuplements dominés par le sapin baumier était plus grande que celle des peuplements d'épinette noire, ce qui a également été observé par De Grandpré et al. (2000). La différence entre les peuplements dominés par ces essences provient en partie d'une différence de productivité, les stations plus productives sont plus aptes à abriter une importante diversité d'espèces (Chen et al., 2004; Frisvoll et Prestø, 1997). Le sapin baumier se maintient ou remplace la cohorte précédente dans les sites plus productifs alors que l'épinette noire demeure dominante dans le couvert des sites moins productifs (Pham et al., 2004). La présence de l'épinette est souvent associée à celle des éricacées qui, grâce à leurs mycorhizes, peuvent s'implanter dans cet habitat pauvre en nutriment et dominer la strate herbacée (Brumelis et Carleton, 1989; Mallik, 2003). Par ailleurs, la vulnérabilité du sapin baumier à la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur les meilleures stations (MacLean et MacKinnon, 1997) peut conduire à une structure plus irrégulière comportant de nombreuses trouées, ce qui favorise les plantes de sous-bois. Ceci aurait pour effet, en plus d'y maintenir plus de productivité, d'augmenter la complexité structurelle des peuplements dominés par le sapin baumier par rapport à ceux dominés par l'épinette noire. Le bris de la continuité de la strate muscinale, la création de microtopographie (creux et monticules) (Beatty, 1984) et la production de débris ligneux (Jonsson et Esseen, 1990; Boudreault et al., 2002; Eriksson et Ehrlén, 1992; Gustafsson et al., 1992) conduisent à la création de micro-habitats, qui sont hautement associés à la diversité végétale du peuplement (Vitt et al., 1995; Frisvoll et Prestø, 1997; De Grandpré et al., 1997). Les micro-habitats sont essentiels pour plusieurs espèces de bryophytes, puisque les

hypnacées s'y trouvent exclues par un manque de tolérance physique ou par des problèmes d'établissement ou de maintien sur ces substrats (Økland, 1994).

Temps

L'effet du temps est confondu avec la fermeture et le changement en composition de la canopée, ainsi qu'avec les changements de complexité structurelle des peuplements. Bien que la quantité de DLG soit importante en début de succession à la suite d'un feu (Tableau 1.2), ces DLG sont peu diversifiés selon leur stade de décomposition et le deviennent dans les vieux peuplements (Crites et Dale, 1998). Par conséquent, la complexité de la structure augmente avec le temps (Fenton et Bergeron, 2008), ce qui a pour effet d'augmenter la variété des micro-habitats et la richesse des bryophytes (Gustafsson et al., 1992). Les hépatiques en général et les espèces à stratégie de vie colonisatrice en particulier ont besoin de temps (Edwards, 1986) aussi bien que des micro-habitats pour se retrouver dans l'habitat (Andersson et Hytteborn, 1991; Söderström, 1988; Edwards, 1986). Cette stratégie dépend de substrats éphémères dans le temps et ont, conséquemment, une distribution limitée (During, 1992). Puisque ces conditions sont satisfaites dans les vieilles forêts, leur richesse y est particulièrement élevée.

Conclusion/Implications

L'aménagement forestier de la région de la Côte-Nord doit tenir compte de l'importance des vieilles forêts pour le maintien de la richesse des bryophytes et des plantes vasculaires. En absence de feu, les perturbations secondaires et la sénescence des arbres maintiennent un niveau élevé de diversité végétale de sous-bois et permet à des espèces sensibles de se répartir sur le territoire, leur laissant plus de chance de subsister dans le cas d'une nouvelle perturbation. Il est donc important de préserver les attributs structurels caractérisant ces habitats, c'est-à-dire la structure irrégulière de la forêt et le maintien des DLG au sol. Ainsi, le maintien

d'arbres sur pied à la suite de la coupe, par bouquets ou dispersés sur l'aire de coupe, est un bon moyen de créer des refuges pour plusieurs espèces qui effectueront la colonisation, de créer une microtopographie lorsque ceux-ci tombent déracinés et de s'assurer du recrutement en DLG au fil du temps.

La coupe s'effectuant dans les peuplements à leur maturité, les peuplements des classes d'âge supérieures à 100 ans sont appelées à diminuer dans le paysage. Ainsi, la sénescence des arbres et le changement en composition des peuplements, qui s'entreprind quelques décennies plus tard et qui est associée à un maximum de richesse en plantes vasculaires et non-vasculaires, ne s'effectuerait plus dans ces peuplements qui seraient ramenés en début de succession. Ainsi, le maintien de la distribution des classes d'âge des peuplements dans le paysage est nécessaire.

1.5 Remerciements

Le financement de ce projet provient du Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Québec (FQRNT), du CRSNG, de la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune et de la Chaire industrielle en aménagement forestier durable UQAT-UQAM. Nous remercions les aides terrain Jean-Philippe Roussy, Édith Lachance et Anne Allard-Duchêne, et les aides logistiques et statistiques Martine Lapointe et Marc Mazerolle.

1.6 Références bibliographiques

- Andersson, L.I., and Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.
- Beatty, S.W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory. *Ecology* 65(5): 1406-1419.
- Beatty, S.W. 2003. Habitat heterogeneity and maintenance of species in understory communities. *In* The herbaceous layer in forests of eastern North America

Edited by Frank S. Gilliam, and Mark R. Roberts. Oxford University Press
New York. pp. 177-197.

- Bergeron, Y., and Dubuc, M. 1989. Succession in the Southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Blais, J.R. 1983. Les forêts de la Côte-Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *The Forestry Chronicle* 59: 17-20.
- Borcard, D., Gillet, F., and Legendre, P. 2011. Numerical ecology with R. Springer, New York.
- Bouchard, M., and Pothier, D. 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 40: 86-94.
- Bouchard, M., Pothier, D., and Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 38: 1621-1633.
- Bouchard, M., Pothier, D., and Ruel, J.-C. 2009. Stand-replacing windthrow in the boreal forests of Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 39: 481-487.
- Boucher, D., De Grandpré, L., and Gauthier, S. 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle* 79(2): 318-328.
- Boucher, D., Gauthier, S., and De Grandpré, L. 2006. Structural changes in coniferous stands along a chronosequence and a productivity gradient in the Northeastern boreal forest of Quebec. *Ecoscience* 13(2): 172-180.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in Eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal Forest Research* 32: 1080-1093.
- Brumelis, G., and Carleton, T.J. 1989. The vegetation of post-logged black spruce lowlands in Central Canada. II. Understorey vegetation. *Journal of Applied Ecology* 26: 321-339.
- Chen, H.Y.H., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2004. Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of Northern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany* 82(9): 1314-1323.

- Cottingham, K.L., Lennon, J.T., and Brown, B.L. 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(3): 145-152.
- Crawley, M. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England.
- Crites, S., and Dale, M.R.T. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany* 76(4): 641.
- Crum, H. 1972. The geographic origins of the mosses of North America's Eastern deciduous forest. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 35: 269-298.
- De Grandpré, L., and Bergeron, Y. 1997. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the Southern boreal forest. *Journal of Ecology* 85(6): 777-784.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., and Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian Southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- De Grandpré, L., Morissette, J., and Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the Northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11(6): 791-800.
- During, H.J. 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. *In* *Bryophytes and lichens in a changing environment*. J. W. Bates & A. M. Farmer Oxford. pp. 1-31.
- Edwards, M.E. 1986. Disturbance histories of four snowdonian woodlands and their relation to Atlantic bryophyte distributions. *Biological Conservation* 37(4): 301-320.
- Eilertsen, O., Økland, R.H., Økland, T., and Pedersen, O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. *Journal of Vegetation Science* 1(2): 261-270.
- Environnement Canada. 2009. Normales et moyennes climatiques. Available from http://www.climat.meteo.gc.ca/climate_normals/index_f.html.
- Eriksson, O., and Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91(3): 360-364.
- Faubert, J. 2012. *Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 1 : Anthocérotes et hépatiques*. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec.

- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2007. *Sphagnum* community change after partial harvest in black spruce boreal forests. *Forest Ecology and Management* 242: 24-33.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141: 1389-1399.
- Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of Southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61: 2459-2471.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) - *Pleurozium* forests of South-Eastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73(517-534).
- Fraver, S., Ringvall, A., and Jonsson, B.G. 2007. Refining volume estimates of down woody debris. *Canadian Journal of Forest Research* 37(3): 627-633.
- Frisvoll, A.A., and Prestø, T. 1997. Spruce forest bryophytes in Central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20(1): 3-18.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y., and Drapeau, P. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Le naturaliste canadien* 125(3): 10-17.
- Grondin, P., Blouin, J., Racine, P., D'Avignon, H., and Tremblay, S. 1998. Rapport de classification écologique de sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est. Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Gustafsson, L., Fiskesjö, A., Hallingbäck, T., Ingelög, T., and Pettersson, B. 1992. Semi-natural deciduous broadleaved woods in Southern Sweden—habitat factors of importance to some bryophyte species. *Biological Conservation* 59(2-3): 175-181.
- Gustafsson, L., and Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in South-West Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S., and De Grandpré, L. 2005. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest ecology and Management* 206(1-3): 293-306.

- Hart, S.A., and Chen, H.Y.H. 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25: 381-397.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. *In* *Forest succession: concepts and application*. Edited by H.H. Shugart D.C. West, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hill, M.O., and Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Plant Ecology* 42(1): 47-58.
- Ireland, R.R. 1982. Moss flora of the maritime provinces. National Museum of Natural Sciences, Canada.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson, E.A., and Miyanishi, K. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11(5): 419-431.
- Johnson, E.A., Miyanishi, K., and Bridge, S.R.J. 2001. Wildfire regime in the boreal forest and the idea of suppression and fuel buildup. *Conservation biology* 15(6): 1554-1557.
- Jonsson, B.G., and Esseen, P.-A. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.
- Légaré, S., Bergeron, Y., and Paré, D. 2002. Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of Western Quebec. *Silva Fennica* 36(1): 353-366.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., and Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- MacLean, D.A., and MacKinnon, W.E. 1997. Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick. *Canadian Journal of Forest Research* 27(11): 1859-1871.
- Mallik, A.U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Reviews in Plant Sciences* 22(3-4): 341.
- Marie-Victorin, F., Brouillet, L., and Goulet, I. 2002. Flore laurentienne. 3e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.

- Morneau, C., and Landry, Y. 2007. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6h- Collines du lac Péribonka et 6i - Hautes collines du réservoir aux Outardes. Direction des inventaires forestiers, Division de l'analyse et de la diffusion des informations forestières et écologiques, Forêt Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec.
- Økland, R.H. 1994. Patterns of bryophyte associations at different scales in a Norwegian boreal spruce forest. *Journal of Vegetation Science* 5(1): 127-138.
- Økland, R.H. 2000. Understorey vegetation development in North Finnish *Picea* forests after disturbance: re-analysis of Sirén's data. *Journal of Vegetation Science* 11(4): 533-546.
- Økland, R.H., and Eilertsen, O. 1996. Dynamics of understory vegetation in an old-growth boreal coniferous forest, 1988-1993. *Journal of Vegetation Science* 7(5): 747-762.
- Økland, R.H., Rydgren, K., and Økland, T. 2008. Species richness in boreal swamp forests of SE Norway: The role of surface microtopography. *Journal of Vegetation Science* 19: 67-74.
- Økland, T., Rydgren, K., Økland, R.H., Storaunet, K.O., and Rolstad, J. 2003. Variation in environmental conditions, understory species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177(1-3): 17-37.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *In* A systems analysis of the global boreal forest. Edited by H.H. Shugart, R. Leemans, and G.B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 144-169.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the Northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34(2): 353-364.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Rambo, T.R. 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in Western Oregon forests. *Northwest Science* 75(3): 270-279.
- Rambo, T.R., and Muir, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101(3): 366-376.

- Rees, D.C., and Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in Central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *Forest ecology and Management* 135(1-3): 169-178.
- Saucier, J.-P., Berger, J.-P., D'Avignon, H., and Racine, P. 1994. Le point d'observation écologique. Service des inventaires forestiers, Direction de la gestion des stocks forestiers, Ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Shannon, C.E., and Weaver, W. 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45(3): 169-178.
- Ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Plant Ecology* 69(1): 69-77.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., and Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Tilman, D., and Pacala, S.W. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *In* Species diversity in ecological communities. Edited by R.E. Ricklefs, and D. Schluter. University of Chicago Press, Chicago. pp. 13-15.
- Vitt, D.H. 1990. Growth and production dynamics of boreal mosses over climatic, chemical and topographic gradients. *Bot J Linn Soc* 104(1-3): 35-59.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., and Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98(4): 725-736.

1.7 Annexes

Annexe A.1 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de plantes vasculaires par classe d'âge. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). **n = nombre d'échantillon**

	20-50 ans		50-100 ans		100-150 ans		150-200 ans		>200 ans	
	n = 6		n = 6		n = 5		n = 4		n = 6	
	f	a	f	a	f	a	f	a	f	a
Arbustes										
<i>Amelanchier spp</i>	1.7 (1.1)	0.3 (0.3)	0.8 (0.8)	0.3 (0.3)	5.0 (3.2)	0.4 (0.3)	7.5 (6.0)	0.2 (0.2)	3.3 (2.5)	0.1 (0.0)
<i>Aronia melanocarpa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR
<i>Alnus crispa var. mollis</i>	0	0	0	0	3.0 (3.0)	0.6 (0.6)	0	0	0	0
<i>Alnus rugosa</i>	1.7 (1.7)	0.2 (0.2)	0	0	0	0	5.0 (5.0)	1.0 (1.0)	0	0
<i>Diervilla lonicera</i>	15.0 (9.3)	0.8 (0.5)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	1.0 (1.0)	0.1 (0.1)	0	0	0	0
<i>Acer spicatum</i>	15.8 (4.7)	0.4 (0.4)	1.7 (1.7)	TR	8.0 (5.2)	0.1 (0.1)	14 (14)	1.1 (1.1)	3.3 (2.1)	0.1 (0.1)
<i>Prunus pensylvanica</i>	36 (13)	2.1 (1.1)	3.3 (1.7)	0.1 (0.1)	1.0 (1.0)	TR	17.5 (4.3)	0.8 (0.3)	8.3 (2.5)	0.2 (0.2)
<i>Prunus virginiana</i>	0	0	0	0	2.0 (2.0)	0.1 (0.1)	0	0	0	0
<i>Ribes triste</i>	9.2 (6.4)	0.2 (0.2)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus spp</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus chamaemorus</i>	2.5 (2.5)	TR	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	3.3 (3.3)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rubus pubescens</i>	3.3 (3.3)	TR	0	0	2.0 (2.0)	TR	3.8 (2.4)	0.1 (0.0)	0.8 (0.8)	TR
<i>Salix spp</i>	19.2 (7.9)	1.4 (0.6)	2.5 (2.5)	0.6 (0.6)	1.0 (1.0)	TR	0	0	0	0
<i>Sorbus Americana</i>	8.3 (2.8)	0.3 (0.2)	8.9 (4.3)	0.1 (0.1)	5.0 (3.9)	TR	7.5 (4.3)	0.3 (0.2)	3.3 (2.5)	0.3 (0.3)
<i>Viburnum cassinoides</i>	0.8 (0.8)	0.2 (0.2)	0	0	0	0	0	0	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)
<i>Viburnum edule</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	0	0	3.8 (3.8)	TR	0	0
Herbacées										
<i>Aralia nudicaulis</i>	5.8 (3.3)	0.4 (0.2)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	3.0 (3.0)	0.1 (0.1)	24 (14)	0.7 (0.5)	23 (15)	1.4 (0.9)
<i>Aster spp</i>	0	0	0.9 (0.9)	TR	0	0	0	0	0	0
<i>Carex spp</i>	4.2 (2.0)	0.2 (0.1)	0.8 (0.8)	0	1.0 (1.0)	TR	5.0 (0.0)	0.2 (0.1)	1.7 (1.7)	TR
<i>Clintonia borealis</i>	24.2 (8.9)	1.2 (0.5)	15 (11)	1.1 (0.8)	19.0 (7.0)	1.4 (0.6)	50 (11)	1.6 (0.6)	45 (14)	2.4 (0.9)
<i>Coptis groenlandica</i>	19.2 (5.5)	0.3 (0.1)	9.2 (8.2)	0.1 (0.1)	9.0 (5.6)	0.1 (0.1)	37.5 (8.3)	0.3 (0.1)	33 (13)	0.4 (0.2)
<i>Comandra livida</i>	0	0	0	0	3.0 (3.0)	TR	0	0	0	0
<i>Cornus canadensis</i>	74 (16)	12.1 (4.0)	32 (15)	2.1 (1.3)	84.0 (7.0)	8.0 (1.1)	76.3 (6.3)	2.6 (0.3)	58 (14)	1.6 (0.6)
<i>Cornus stolonifera</i>	0	0	0	0	0	0	1.3 (1.3)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Epilobium angustifolium</i>	13.3 (6.5)	0.2 (0.1)	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Goodyera repens</i>	0	0	16.0 (8.2)	0.1 (0.0)	15.0 (4.7)	TR	21 (15)	TR	17.5 (9.6)	TR
<i>Graminées</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Linnaea borealis</i>	11.7 (5.4)	0.3 (0.1)	10.0 (6.8)	0.3 (0.2)	25.0 (8.8)	0.6 (0.3)	44 (16)	0.9 (0.4)	28 (11)	0.6 (0.3)
<i>Maianthemum canadense</i>	43 (11)	0.5 (0.2)	11.7 (9.8)	0.3 (0.3)	18.0 (4.1)	0.2 (0.1)	70 (10)	1.1 (0.6)	38 (18)	0.9 (0.4)
<i>Melampyrum lineare</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mitella nuda</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	0	0	1.3 (1.3)	TR	0.8 (0.8)	TR
<i>Monotropa uniflora</i>	0	0	0	0	1.0 (1.0)	TR	0	0	8.3 (7.4)	TR
<i>Oxalis montana</i>	1.7 (1.1)	TR	0	0	3.0 (2.0)	0.1 (0.0)	48 (20)	1.5 (0.6)	33 (21)	2.6 (1.7)
<i>Pyrola secunda</i>	7.5 (3.8)	0.1 (0.1)	6.8 (4.8)	0.2 (0.1)	24.0 (5.8)	0.4 (0.1)	26.3 (5.9)	0.3 (0.1)	20.8 (4.7)	0.1 (0.0)

<i>Smilacina racemosa</i>	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	0	0	1.7 (1.7)	TR
<i>Smilacina trifolia</i>	0	0	0	0	5.0 (2.2)	0.1 (0.1)	0	0	0	0
<i>Solidago macrophylla</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	1.0 (1.0)	TR	0	0	1.7 (1.1)	TR
<i>Streptopus amplexifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trientalis borealis</i>	7.5 (4.0)	0.1 (0.1)	2.5 (1.7)	TR	5.0 (5.0)	0.1 (0.1)	18 (12)	0.2 (0.1)	18.3 (8.8)	0.3 (0.2)
<i>Trillium undulatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	13 (12)	0.1 (0.1)	0	0	20 (10)	0.5 (0.4)	3.8 (3.8)	TR	10.8 (6.6)	0.1 (0.0)
<i>Viola spp</i>	0	0	0	0	2.0 (2.0)	TR	0	0	0	0

Fougères

<i>Athyrium filix-femina</i>	0	0	0	0	0	0	1.3 (1.3)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Dryopteris disjuncta</i>	5.0 (3.2)	0.2 (0.2)	0	0	1.0 (1.0)	TR	13.8 (3.2)	0.3 (0.1)	2.5 (1.7)	0.1 (0.1)
<i>Dryopteris phegopteris</i>	0.8 (0.8)	TR	0	0	0	0	1.3 (1.3)	TR	0.8 (0.8)	TR
<i>Dryopteris spinulosa</i>	1.7 (1.1)	TR	0	0	1.0 (1.0)	0.1 (0.1)	7.5 (4.8)	0.1 (0.0)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)
<i>Equisetum sylvaticum</i>	2.5 (2.5)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	2.5 (2.5)	TR	0.8 (0.8)	TR
<i>Lycopodium clavatum</i>	16.7 (7.6)	0.7 (0.3)	0	0	5.0 (5.0)	0.3 (0.3)	1.3 (1.3)	TR	0	0
<i>Lycopodium annotinum</i>	17.5 (7.2)	0.4 (0.2)	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)	0	0	2.5 (2.5)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Lycopodium obscurum</i>	9.2 (4.7)	0.5 (0.3)	0	0	3.0 (3.0)	0.1 (0.1)	3.8 (3.8)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Osmunda claytoniana</i>	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	1.3 (1.3)	0.6 (0.6)	0	0
<i>Pteridium aquilinum</i> var. <i>latiusculum</i>	0	0	0	0	0	0	1.3 (1.3)	TR	0	0

Arbres

<i>Betula papyrifera</i>	32 (10)	8.4 (2.9)	6.8 (3.1)	0.5 (0.4)	4.0 (2.9)	TR	15.0 (6.1)	0.7 (0.4)	14.2 (6.0)	0.3 (0.1)
<i>Picea glauca</i>	0	0	0	0	0	0	1.3 (1.3)	0.3 (0.3)	0	0
<i>Picea mariana</i>	61.7 (8.2)	12.7 (2.9)	37 (12)	6.5 (2.8)	57.0 (3.0)	5.0 (1.7)	30.0 (4.6)	2.8 (1.4)	51 (11)	7.5 (2.5)
<i>Populus tremuloides</i>	13.3 (5.3)	1.1 (0.7)	2.5 (1.7)	0.2 (0.1)	1.0 (1.0)	TR	0	0	0	0
<i>Abies balsamea</i>	14.2 (7.0)	1.0 (0.2)	37 (17)	3.9 (3.3)	26 (11)	3.3 (1.2)	91.3 (2.4)	17.2 (3.1)	85 (11)	15.1 (5.5)

Éricacées

<i>Chiogenes hispidula</i>	43 (14)	1.7 (1.0)	23 (13)	1.7 (1.1)	87.0 (4.4)	8.7 (1.6)	51 (14)	1.9 (0.7)	64 (18)	5.3 (2.0)
<i>Kalmia angustifolia</i>	24 (10)	1.5 (0.7)	31 (11)	2.2 (0.8)	56 (17)	4.6 (1.8)	13.8 (9.4)	0.2 (0.2)	39 (18)	4.0 (2.4)
<i>Rhododendron</i> <i>groenlandicum</i>	24 (13)	2.1 (1.8)	9.2 (8.2)	2.5 (2.4)	14.0 (5.8)	1.1 (0.6)	3.8 (2.4)	0.1 (0.1)	18 (15)	2.1 (1.9)
<i>Vaccinium myrtilloides</i> *	57 (11)	4.3 (2.4)	21 (10)	0.5 (0.3)	47 (15)	1.6 (0.6)	20.0 (3.5)	0.3 (0.1)	28 (14)	0.7 (0.4)

**Vaccinium myrtilloides* et *Vaccinium angustifolium*

Annexe A.2 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de bryophytes par classe d'âge. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Le type de stratégie de vie emprunté par l'espèce est indiqué à la suite de leur nomenclature : P : pérennes, PS : pérennes tolérantes au stress, PC : pérennes compétitives, D : dominantes, S : itinérantes, C : colonisatrices et CP : colonisatrices pionnières. **n = nombre d'échantillon**

	20-50 ans n = 6		50-100 ans n = 6		100-150 ans n = 3		150-200 ans n = 3		>200 ans n = 3	
	f	a	f	a	f	a	f	a	f	a
Hépatiques										
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> (C)	3.3 (3.3)	TR	10.0 (3.2)	TR	11.7 (7.3)	TR	25.0 (8.7)	TR	18.3 (7.3)	TR
<i>Anastrophyllum minutum</i> (C)	0.8 (0.8)	TR	2.0 (1.2)	TR	1.7 (1.7)	TR	6.7 (1.7)	TR	15.0 (8.7)	TR
<i>Anastrophyllum michauxii</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR
<i>Barbilophozia attenuata</i> (CP)	13.3 (1.1)	TR	17.0 (7.0)	TR	8.3 (4.4)	TR	37 (15)	0.1 (0.1)	26.7 (1.7)	TRS
<i>Barbilophozia barbata</i> (PS)	0.0	0.0	5.0 (3.2)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	47 (16)	0.1 (0.1)
<i>Barbilophozia hatcheri</i> (CP)	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Barbilophozia kunzeana</i> (C)	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (PC)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR
<i>Bazzania denudata</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Bazzania trilobata</i> (PC)	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	0.1 (0.1)	5.0 (2.9)	0.2 (0.1)	11.7 (9.3)	0.1 (0.1)	8.3 (6.0)	0.6 (0.3)
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (C)	9.2 (3.7)	TR	33 (13)	TR	15.0 (10.4)	TR	65.0 (5.8)	0.1 (0.0)	45 (12)	TR
<i>Calypogeia neesiana</i> (C)	5.0 (3.4)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	23 (10)	TR	15 (10)	TR
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (CP)	5.0 (2.6)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	16.7 (9.3)	TR	3.3 (3.3)	TR
<i>Cephalozia lunulifolia</i> (C)	15.8 (6.0)	TR	8.0 (3.4)	TR	8.3 (8.3)	TR	41.7 (8.8)	0.1 (0.0)	28 (13)	TR
<i>Cephalozia pleniceps</i> (C)	10.0 (3.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0 (5.0)	TR	0.0	0.0
<i>Cephaloziella elachista</i> (C)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Cephaloziella rubella</i> (C)	17.5 (4.6)	TR	4.0 (1.0)	TR	8.3 (1.7)	TR	6.7 (4.4)	TR	0.0	0.0
<i>Cephaloziella spp</i> (C)	8.3 (2.1)	TR	3.0 (3.0)	TR	0.0	0.0	10.0 (2.9)	TR	5.0 (0.0)	TR
<i>Frullania oakesiana</i> (S)	0.8 (0.8)	TR	8.0 (8.0)	TR	1.7 (1.7)	TR	3.3 (3.3)	TR	6.7 (4.4)	TR
<i>Geocalyx graveolens</i> (CP)	3.3 (3.3)	TR	6.0 (4.0)	TR	10.0 (7.6)	TR	40 (10)	TR	20 (10)	TR
<i>Jamesoniella autumnalis</i> (C)	13.3 (7.5)	TR	37 (12)	TR	13.3 (4.4)	TR	33 (17)	TR	10.0 (2.9)	TR
<i>Lepidozia reptans</i> (CP)	9.2 (3.0)	TR	17.0 (6.4)	TR	10.0 (2.9)	TR	30.0 (2.9)	TR	27 (14)	TR
<i>Lophocolea bidentata</i> (CP)	4.2 (3.3)	TR	6.0 (4.8)	TR	11.7 (7.3)	TR	16.7 (6.0)	TR	5.0 (2.9)	TR
<i>Lophocolea heterophylla</i> (CP)	8.3 (2.5)	TR	13.0 (5.4)	TR	8.3 (8.3)	TR	28.3 (8.3)	TR	6.7 (6.7)	TR
<i>Lophozia ascendens</i> (C)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	8.3 (1.7)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Lophozia bicrenata</i> (C)	5.0 (1.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Lophozia incisa</i> (C)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	5.0 (2.9)	TR
<i>Lophozia longidens</i> (C)	0.8 (0.8)	TR	11.0 (8.6)	TR	0.0	0.0	8.3 (6.0)	TR	25.0 (5.0)	TR
<i>Lophozia ventricosa</i> (CP)	27.5 (8.2)	TR	20.0 (7.1)	TR	13.3 (8.3)	TR	60.0 (0.0)	0.1 (0.0)	28.3 (7.3)	TR
<i>Mylia taylorii</i> (PS)	3.3 (1.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0 (5.0)	TR	5.0 (0.0)	TR
<i>Nowellia curvifolia</i> (C)	5.8 (4.9)	TR	4.0 (4.0)	TR	5.0 (5.0)	TR	25 (10)	TR	16.7 (4.4)	TR
<i>Ptilidium ciliare</i> (S)	7.5 (3.1)	TR	5.0 (3.2)	TR	10.0 (2.9)	TR	3.3 (1.7)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (S)	63.3 (13.7)	0.4 (0.3)	59 (10)	0.1 (0.0)	75.0 (7.6)	0.1 (0.0)	81.7 (3.3)	0.1 (0.0)	73.3 (6.7)	0.1 (0.0)
<i>Radula complanata</i> (S)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Riccardia latifrons</i> (CP)	5.0 (2.2)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	6.7 (4.4)	TR	1.7 (1.7)	TR

<i>Scapania apiculata</i> (C)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	8.3 (6.0)	TR	0.0	0.0
<i>Tritomaria exsectiformis</i> (C)	2.5 (2.5)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0	8.3 (6.0)	TR
Mousses										
<i>Amblystegium varium</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Aulacomnium palustre</i> (PC)	52.5 (12.7)	0.7 (0.3)	4.0 (4.0)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Brachythecium campestre</i> (P)	15.8 (5.7)	TR	16 (12)	0.1 (0.1)	3.3 (3.3)	0.2 (0.2)	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brachythecium reflexum</i> (PS)	22.5 (5.1)	TR	5.0 (2.7)	TR	5.0 (5.0)	TR	15.0 (2.9)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Brachythecium rutabulum</i> (PC)	16.7 (8.7)	TR	1.0 (1.0)	TR	11.7 (7.3)	TR	10.0 (5.0)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Brachythecium salebrosum</i> (PC)	2.5 (1.1)	TR	2.0 (2.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brachythecium starkei</i> (PS)	51.7 (7.4)	0.2 (0.0)	32 (15)	0.1 (0.1)	11.7 (7.3)	TR	63.3 (6.7)	0.2 (0.1)	23 (16)	TR
<i>Brotherella recurvans</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.7 (6.7)	TR	5.0 (2.9)	TR
<i>Brynhia graminicolor</i> (P)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (CP)	0.0	0.0	2.0 (2.0)	0.1 (0.1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Callicladium haldanianum</i> (P)	2.5 (1.1)	TR	1.0 (1.0)	TR	3.3 (3.3)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Campylium chrysophyllum</i> (P)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3 (3.3)	TR	0.0	0.0
<i>Campylium hispidulum</i> (P)	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Campylium stellatum</i> (PC)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Ceratodon purpureus</i> (C)	10.0 (6.3)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	3.3 (3.3)	TR
<i>Dicranella heteromalla</i> (C)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR
<i>Dicranum fuscescens</i> (PC)	61.7 (9.5)	0.7 (0.4)	64 (14)	0.6 (0.3)	55 (21)	0.9 (0.6)	95.0 (2.9)	0.9 (0.3)	81.7 (4.4)	0.7 (0.2)
<i>Dicranum majus</i> (PC)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR
<i>Dicranum montanum</i> (PC)	8.3 (3.3)	TR	11.0 (4.0)	TR	13.3 (8.3)	TR	23.3 (6.7)	TR	23.3 (8.3)	TR
<i>Dicranum ontariense</i> (P)	.3 (1.7)	³ TR	4.0 (2.4)	TR	5.0 (5.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Dicranum polysetum</i> (PC)	5.8 (4.4)	³ 0.2 (0.1)	70 (10)	1.2 (0.5)	81.7 (6.7)	1.4 (0.2)	42 (14)	0.4 (0.2)	55 (19)	0.7 (0.3)
<i>Dicranum scoparium</i> (PC)	3.3 (2.8)	¹ TR	16.0 (8.3)	0.1 (0.1)	18.3 (6.0)	0.1 (0.1)	35.0 (7.6)	0.4 (0.4)	13.3 (4.4)	TR
<i>Dicranum undulatum</i> (S)	.8 (0.8)	⁰ TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Drepanocladus uncinatus</i> (PS)	25.8 (8.7)	TR	32 (16)	TR	27 (27)	TR	63 (10)	0.1 (0.0)	15.0 (7.6)	TR
<i>Eurhynchium pulchellum</i> (P)	0.0	0.0	4.0 (4.0)	0.1 (0.1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Herzogiella striatella</i> (PS)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Herzogiella turfacea</i> (C)	15.8 (7.7)	TR	4.0 (4.0)	TR	8.3 (6.0)	TR	26.7 (6.0)	TR	20.0 (8.7)	TR
<i>Hylocomium splendens</i> (PC)	14.2 (5.5)	0.1 (0.1)	42 (15)	7.9 (4.0)	53 (21)	7.4 (4.4)	70 (30)	28 (14)	81.7 (9.3)	9.3 (15.2)
<i>Hylocomium umbratum</i> (PC)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Hypnum pallescens</i> (PS)	14.2 (3.5)	TR	11.0 (4.3)	TR	8.3 (8.3)	TR	5.0 (2.9)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Hypnum pallescens</i> <i>var. protuberans</i> (PS)	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR	1.7 (1.7)	TR	26.7 (3.3)	TR	10 (10)	TR
<i>Isopterygium elegans</i> (C)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Leptodictyum trichopodium</i> (P)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0 (2.9)	TR	0.0	0.0
<i>Mnium spinulosum</i> (S)	0.8 (0.8)	TR	6.0 (6.0)	TR	1.7 (1.7)	TR	3.3 (1.7)	TR	6.7 (6.7)	TR
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> (P)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (S)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Plagiomnium medium</i> (S)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (PS)	5.0 (2.6)	TR	2.0 (2.0)	TR	0.0	0.0	22 (12)	TR	16.7 (7.3)	TR
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (PS)	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	10.0 (5.8)	TR	1.7 (1.7)	TR
<i>Plagiothecium laetum</i> (PS)	32.5 (8.7)	TR	24 (11)	TR	22 (11)	TR	76.7 (6.0)	0.1 (0.0)	47 (14)	0.2 (0.1)

<i>Platidictya subtile</i> (P)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Platygyrium repens</i> (PS)	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Pleurozium schreberi</i> (PC)	100.0 (0.0)	18.5 (3.2)	97.0 (2.0)	42.1 (6.7)	100.0 (0.0)	30.1 (8.1)	98.3 (1.7)	20.7 (5.4)	96.7 (1.7)	26 (11)
<i>Pogonatum dentatum</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR
<i>Pohlia nutans</i> (CP)	76.7 (6.0)	0.9 (0.4)	9.0 (4.0)	TR	8.3 (6.0)	0.1 (0.1)	37 (10)	TR	27 (13)	TR
<i>Polytrichum commune</i> (PC)	20.0 (8.3)	0.8 (0.4)	4.0 (4.0)	0.1 (0.1)	3.3 (1.7)	0.1 (0.1)	10.0 (5.8)	0.2 (0.2)	0.0	0.0
<i>Polytrichum formosum</i> (<i>Polytrichastrum alpinum</i>) (PS)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Polytrichum juniperinum</i> (P)	54.2 (13.3)	0.9 (0.4)	1.0 (1.0)	TR	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)	5.0 (5.0)	TR	0.0	0.0
<i>Polytrichum longisetum</i> (S)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0 (5.0)	TR	0.0	0.0
<i>Polytrichum ohioense</i> (<i>Polytrichastrum pallidisetum</i>) (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3 (3.3)	0.1 (0.1)	0.0	0.0
<i>Polytrichum piliferum</i> (PS)	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Polytrichum strictum</i> (PC)	10.0 (9.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (P)	83.3 (9.0)	4.0 (1.9)	82 (12)	9.2 (3.2)	93.3 (3.3)	19.6 (7.8)	91.7 (6.0)	4.7 (1.6)	90.0 (7.6)	11.2 (5.3)
<i>Rhizomnium punctatum</i> (S)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (PC)	0.0	0.0	6.0 (4.8)	0.7 (0.6)	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Schistostega pennata</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Straminergon stramineum</i> (PC)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Tetraphis pellucida</i> (CP)	18.3 (7.6)	TR	3.0 (1.2)	TR	3.3 (3.3)	TR	28.3 (6.7)	TR	32 (13)	TR
<i>Ulota coarctata</i> (P)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Sphaignes

<i>Sphagnum angustifolium</i> (D)	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	3.3 (3.3)	TR	0.0	0.0
<i>Sphagnum capillifolium</i> (D)	20.8 (7.2)	1.9 (1.0)	3.0 (2.0)	0.5 (0.5)	1.7 (1.7)	0.7 (0.7)	6.7 (4.4)	1.2 (1.2)	0.0	0.0
<i>Sphagnum fallax</i> (D)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	0.3 (0.3)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sphagnum fuscum</i> (D)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	0.2 (0.2)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sphagnum girgensohnii</i> (D)	5.8 (4.9)	0.7 (0.4)	0.0	0.0	0.0	0.0	15.0 (2.9)	2.8 (0.8)	6.7 (4.4)	4.0 (2.1)
<i>Sphagnum magellanicum</i> (D)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (D)	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)	0.0	0.0
<i>Sphagnum russowii</i> (D)	16.7 (7.9)	0.7 (0.3)	5.0 (3.9)	1.4 (1.4)	0.0	0.0	23 (12)	5.4 (4.4)	0.0	0.0
<i>Sphagnum subtile</i> (D)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Sphagnum wulfianum</i> (D)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0

CHAPITRE II

COMPARAISON DU CHANGEMENT DES COMMUNAUTÉS DE PLANTES VASCULAIRES ET NON-VASCULAIRES DE SOUS-BOIS APRÈS UN FEU DE FORÊT ET UNE COUPE À BLANC DANS LA RÉGION DE LA CÔTE-NORD, QUÉBEC

Cet article a été écrit par Myriam Paquette
et révisé par Nicole Fenton¹, David Pothier² et Yves Bergeron¹

¹Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-
Noranda, Québec, J9X 5E4.

²Chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune,
Université Laval, Québec, G1V 0A6.

Résumé

L'expansion des coupes forestières en forêt boréale québécoise fait de cette perturbation anthropique un agent majeur de renouvellement des peuplements, au même titre que le feu. Les impacts du feu et de la coupe sur la structure et la composition des peuplements et du parterre forestier sont différents et peuvent conduire à des communautés végétales distinctes. Nous avons comparé les effets du feu et de la coupe à blanc sur la diversité, la composition et la variabilité de la composition des plantes vasculaires et des bryophytes formant la végétation de sous-bois pour de jeunes peuplements (20 à 50 ans) et pour des peuplements plus âgés (50 à 100 ans). Nous avons également expliqué la présence d'assemblages d'espèces en fonction des conditions environnementales retrouvées à l'intérieur des peuplements par l'intermédiaire d'analyse de redondance. Nous avons observé que la coupe ne diminue pas la diversité des plantes vasculaires et non-vasculaires de sous-bois par rapport au feu pour les peuplements de même âge. Généralement, une plus grande richesse en plantes vasculaires et en bryophytes est trouvée dans les jeunes peuplements. Or, les changements temporels en richesse observés après feu ne se sont pas produits après coupe. Le degré de perturbation du sol et la composition de la canopée n'étant pas les mêmes à la suite de ces deux types de perturbation, les effets initiaux sur les assemblages de plantes de sous-bois se distinguent. La dominance des espèces résiduelles de fin de succession après coupe réduit le changement en diversité et en composition des plantes vasculaires à la fermeture de la canopée. Toutefois, la richesse des hépatiques diminue dans le temps après coupe. La faible perturbation du sol et le retrait de la matière ligneuse à la suite de coupe à blanc peuvent limiter la disponibilité des micro-habitats et leur qualité pour ces espèces et, ultimement, constituer une atteinte au maintien de ces espèces plus sensibles. Finalement, les implications pour l'aménagement forestier sont discutées.

MOT-CLÉS : feu de forêt, coupe à blanc, forêt boréale, plantes de sous-bois, bryophytes, diversité.

2.1 Introduction

Dans le paysage forestier boréal nord-américain, deux perturbations majeures sont à l'origine du renouvellement des peuplements : le feu et la coupe à blanc. Depuis les dernières décennies, l'intensification et l'expansion de l'aménagement forestier dans la forêt boréale de l'est du Québec ont conduit au remplacement du feu par la coupe à blanc à titre de perturbation principale (Morneau et Landry, 2007).

Bien que les feux et les coupes à blanc modifient la structure de la forêt et endommagent le parterre forestier, des impacts inégaux entre ces types de perturbation modifient différemment les communautés végétales de sous-bois et leur dynamique de succession (Ramovs et Roberts, 2003). Le feu, en fonction de son type, de son intensité et des conditions du milieu, peut détruire une partie de la végétation de sous-bois et des propagules enfouies dans le sol (Heinselman, 1981; Johnson, 1992; Rees et Juday, 2002). Ces conditions favorisent la colonisation par des individus provenant de la banque de graines ou de structures végétatives enfouies dans le sol, ou de semences provenant de l'extérieur de la zone touchée (Dyrness, 1973). Ainsi, de nombreuses espèces pionnières peuvent s'implanter et dominer les premières phases de la succession à la suite d'un feu.

De son côté, la coupe à blanc conserve indemne une grande partie de la végétation de sous-bois et du parterre forestier puisque peu de la couche organique est perturbée (Johnson, 1992). Il est alors possible que la végétation prenant place par la suite soit surtout composée d'espèces résiduelles du peuplement antérieur à la perturbation. Ainsi, à la suite d'une coupe, plusieurs études ont montré une accélération de la succession végétale menant rapidement à un assemblage d'espèces de fin de succession dans la strate de sous-bois comparativement à un feu (Rees et Juday, 2002; Timoney et al., 1997). Toutefois, puisque la coupe induit des changements importants des conditions environnementales (lumière, humidité) auxquels plusieurs individus ne peuvent survivre (Busby et al., 1978), certains groupes de plantes pourraient être plus affectés que d'autres. Les bryophytes, particulièrement les hépatiques, qui sont très sensibles aux modifications des

conditions du parterre forestier (Fenton et al., 2003), pourraient alors être un des groupes davantage touchés par la perturbation indirecte de leur habitat.

De nombreuses études comparant la diversité des plantes de sous-bois entre des forêts aménagées et non aménagées expliquent la plus grande richesse en espèces trouvée dans les forêts non aménagées par l'hétérogénéité spatiale produite par le feu (Andersson et Hytteborn, 1991; Gustafsson et Hallingbäck, 1988; Hart et Chen, 2008; Lesica et al., 1991; Ross-Davis et Frego, 2002; Vanha-Majamaa et al., 2007). Puisqu'il est dépendant de conditions environnementales variant dans le temps et dans l'espace, le feu produit des impacts variant à différentes échelles (Johnson, 1992; Ryan, 2002). Un habitat spatialement et temporellement hétérogène supporte généralement un large spectre de ressources disponibles et de facteurs physiques affectant les plantes (Beatty, 2003; Tews et al., 2004; Tilman et Pacala, 1993) permettant à plus d'espèces de s'y implanter.

Le bois mort est un des aspects importants favorisant la variété et la disponibilité des habitats pour les plantes et permettant le maintien de la complexité structurelle du peuplement (Rambo et Muir, 199; Andersson et Hytteborn, 1991; Rambo, 2001; Söderström, 1988). Par la variété des micro-habitats qu'il produit à très fine échelle, il constitue un facteur clé influençant la richesse en espèces végétales (Fenton et Bergeron, 2008; Mills et Macdonald, 2005; Økland et al., 2003a; Rydgren et al., 1998). Toutefois, le bois mort, qui est produit massivement à la suite d'un feu, est généralement beaucoup moins disponible à la suite d'une coupe. De plus, la coupe à blanc tend plutôt à uniformiser la structure et la composition de la forêt d'un territoire (Bergeron et al., 2002) en produisant des impacts similaires dans toute l'aire de coupe. Ainsi, la variabilité de la sévérité de la perturbation étant faible, les conditions environnementales sont plus uniformes sur le territoire par rapport au feu. Ces différences entre le feu et la coupe à blanc pourraient être responsables d'écarts importants entre les communautés végétales issues de coupe et de feu.

Les études comparant le feu aux coupes ne couvrent généralement qu'un court gradient temporel après coupe (Haeussler et Bergeron, 2004; Nguyen-Xuan et al.,

2000; Hart et Chen, 2008). De plus, l'étude des bryophytes s'est concentrée dans la forêt boréale de l'ouest du Québec et du Canada (Shafi et Yarranton, 1973; Carleton et Maycock, 1978; Taylor et al., 1987; De Grandpré et al., 1993; Boudreault et al., 2002; Haeussler et Bergeron, 2004; Macdonald et Fenniak, 2007; Hart et Chen, 2008; Rheault et al., 2009), mais rarement dans la forêt boréale de l'est du Québec (Foster, 1985). Par ailleurs, notre étude se distingue des autres en abordant directement la variabilité des communautés de sous-bois.

La première question à laquelle nous tâcherons de répondre est la suivante : est-ce que les communautés végétales s'établissant après des feux et des coupes à blanc sont différentes et si c'est le cas, est-ce que les écarts diminuent dans le temps? Nous allons traiter cette question sous trois différents aspects : la diversité en espèces, la composition en espèces et la variabilité de cette composition. Par la suite, nous expliquerons les causes des différences observées. Nous nous attendons à observer une plus faible diversité et variabilité de la composition des plantes de sous-bois après coupe et une différence de composition entre les types de perturbations sur la base des espèces pionnières. Une convergence entre les types de perturbation devrait avoir lieu rapidement pour les plantes vasculaires alors que les bryophytes risquent d'avoir besoin de plus de temps que la portée de notre étude. Nos résultats permettront de guider la mise en place de pratiques d'aménagement écosystémique en respect avec le cadre de référence que représentent les feux de forêt dans la forêt boréale de l'est du Québec.

2.2 Méthodes

2.2.1 Aire d'étude

La zone à l'étude est située dans la région administrative de la Côte-Nord, au nord de la ville de Baie-Comeau (entre le 49° et le 50° degré de latitude Nord et le 68° et le 67° degré de longitude Ouest) (Figure 2.1). Elle fait partie du bouclier canadien, plus précisément de la province géologique de Grenville composée de roches

précambriennes (Grondin et al., 1998; Morneau et Landry, 2007). Le sol est formé de tills glaciaires d'épaisseur mince à moyenne et laissant poindre des affleurements rocheux. Des dépôts fluvioglaciaires sont présents dans le fond des larges vallées. Le relief accidenté est formé de monts et de hautes collines atteignant fréquemment les 400 mètres d'altitude, entrecoupés de vallées. Trois cours d'eau importants parcourent la zone d'étude, d'ouest en est: la rivière aux Outardes, la rivière Manicouagan et la rivière Touloustouc. La température moyenne pour la station météorologique de Baie-Comeau est de 1,5 °C (moyenne pour la période de 1971-2000) (Environnement Canada, 2009), mais elle diminue avec la latitude et l'altitude. Les précipitations annuelles atteignent 684 mm sous forme de pluie et 362 cm sous forme de neige (Environnement Canada, 2009). La saison de croissance s'étend du mois de mai au mois d'octobre et compte de 140 à 160 jours (Grondin et al., 1998; Morneau et Landry, 2007).

L'aire d'étude se situe dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est (Morneau et Landry, 2007). Les forêts sont composées principalement d'*Abies balsamea* (L.) Mill. et de *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. accompagnés principalement de *Betula papyrifera* Marsh. et de peu de *Populus tremuloides* Michx., *Pinus banksiana* Lamb. (Bouchard et al., 2008). Dans la portion sud de l'aire d'étude, on peut trouver *Acer rubrum* L., *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch, *Pinus strobus* L. et *Betula alleghaniensis* Britton, mais dans de faibles quantités (Bouchard et al., 2008).

Le sous-domaine de la sapinière de l'est diffère de celui de l'ouest par un plus long cycle de feu favorisant la présence de sapin (Grondin et al., 1998). Son cycle de feu approche 270 ans dans la partie ouest de la région et 500 ans dans la partie est de la région et le sud-est du Labrador (Bouchard et al., 2008; Foster, 1983). De par son long cycle de feu, la forêt de la Côte-Nord contient une forte proportion de vieilles forêts caractérisées par une structure irrégulière maintenue par des perturbations secondaires, soit les chablis partiels et les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette *Choristoneura fumiferana* (Clem) (Blais, 1983; Bouchard et al., 2008; Boucher et al., 2003; Pham et al., 2004). La tordeuse des bourgeons de l'épinette a

surtout causé de la mortalité dans les peuplements dominés par le sapin baumier situés dans la portion sud de l'aire d'étude et dans les vallées où les peuplements les plus productifs sont trouvés (Bouchard et Pothier, 2011).

2.2.2 Dispositif expérimental

L'utilisation de chronoséquences est nécessaire à l'étude de changements temporels de la végétation sur un long gradient. Elle consiste à inférer une séquence de développement dans le temps à partir d'une série de peuplements différant en âge depuis la dernière perturbation (l'espace se substitue au temps) (Johnson et Miyanishi, 2008; Walker et al., 2010). Une prémisse inhérente à l'utilisation d'une chronoséquence est que les stations utilisées doivent avoir un même historique biotique et abiotique pour obtenir une différence uniquement basée sur l'âge (Johnson et Miyanishi, 2008). Puisque l'origine des peuplements est comparable à l'intérieur de chaque chronoséquence et que nous avons contrôlé pour les conditions abiotiques dans la sélection des stations, nous respectons les exigences reliées à l'établissement d'une chronoséquence. Également, notre étude comporte un nombre de stations assez élevé qui ont une bonne répartition à l'intérieur du territoire, permettant une inférence à tout ce territoire.

Bouchard et al. (2008) ont cartographié les feux de plus de 10 km² dans la région de la Côte-Nord à l'aide de placettes d'inventaire du MRNFQ, de photos aériennes et de cartes des peuplements forestiers. Des carottes de sondage prélevées sur des arbres de chaque placette ont permis de confirmer la date des feux. Pour notre étude, nous avons utilisé des placettes d'inventaire incluses dans cette carte régionale des feux en restreignant notre aire d'étude à la portion sud-ouest. Les coupes s'y trouvant sont plus âgées, ce qui nous permet d'établir une chronoséquence jusqu'à 80 ans après coupe.

Le territoire de la Côte-Nord est formé d'une mosaïque de zones de coupe à blanc et de feu de forêt. Ainsi, le choix des placettes formant nos deux chronoséquences a

été réalisé de façon à distribuer uniformément les stations à l'intérieur du territoire tout en faisant varier le temps depuis la perturbation. Les critères de sélection des stations reposaient sur leur accessibilité, leur drainage (classe 3 sur une échelle de 0 à 6 (Saucier et al., 1994)) et leur type de dépôt de surface qui devait être formé de till. Pour la chronoséquence après feu, nous avons évité les stations ayant fait l'objet d'une coupe de récupération. Les stations avaient également des compositions forestières représentatives pour la classe d'âge selon la variabilité naturelle observée par Bouchard et al. (2008). Pour l'établissement de la chronoséquence après coupe à blanc, nous avons utilisé les cartes de coupes des compagnies forestières de la région. Contrairement aux feux de forêt, les coupes à blanc dans cette région du Québec ont débuté au commencement du dernier siècle. Elles consistaient au retrait de l'ensemble des arbres marchands dans l'aire de coupe. Un arbre marchand désigne un arbre d'une essence commerciale (ici l'épinette noire, l'épinette blanche, le peuplier faux-tremble, le bouleau blanc, le mélèze et le sapin baumier) ayant un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) d'au moins 9,0 cm. De plus, ces coupes s'exécutaient en hiver, limitant leur impact sur la végétation de sous-bois et le sol forestier.

La chronoséquence après feu est constituée de 11 stations, dont 6 dans la classe d'âge de 20 à 50 ans et 5 autres dans la classe d'âge de 50 à 100 ans (Figure 2.1). L'inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes a été réalisé sur l'ensemble de ces stations. La chronoséquence après coupe à blanc est constituée de 27 stations, dont 13 dans la classe d'âge de 20 à 50 ans et 14 autres dans la classe d'âge de 50 à 80 ans. L'inventaire des plantes vasculaires a été réalisé sur l'ensemble de ces stations alors que celui des bryophytes a été limité à neuf stations pour chacune des classes d'âge à cause de la charge de travail associée à l'identification des bryophytes.

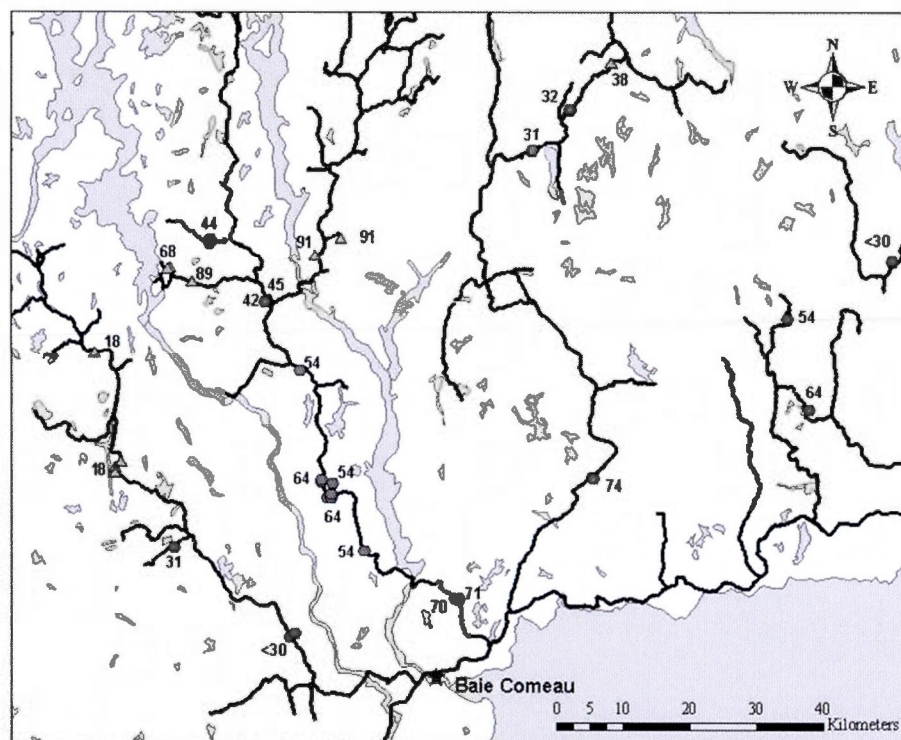


Figure 2.1 Carte de la localisation des stations d'échantillonnage. Les chiffres à côté de chaque station correspondent au nombre d'années depuis la dernière perturbation. Les triangles correspondent aux feux de forêt et les cercles aux coupes à blanc. Les lignes tracées en noir représentent les routes d'accès.

2.2.3 Récolte des données

Pour chacune des stations, nous avons établi une placette circulaire d'inventaire ayant un rayon de 11,28 m et couvrant une surface de 400 m². Diverses mesures sur les bryophytes, les plantes vasculaires et les variables environnementales y ont été récoltées durant les étés 2009 et 2010.

2.2.3.1 Structure et composition du peuplement

Les arbres vivants des essences commerciales ayant un DHP supérieur à 9,0 cm ont été identifiés et mesurés et leur classe d'étagement a été notée. Les chicots ayant un DHP supérieur à 9,0 cm ont été dénombrés. Le volume total de débris ligneux grossiers (DLG) à l'intérieur de la placette a été obtenu en mesurant tout le bois mort faisant plus de 1 m de longueur et ayant au moins une extrémité d'un diamètre supérieur à 9,0 cm. Afin de calculer le volume de chaque DLG présent dans l'ensemble de la placette d'inventaire, nous avons utilisé la formule conique-paraboloïde (Fraver et al., 2007).

À l'intérieur de la placette de 400 m², 20 quadrats de 4 m² ont été établis afin de dénombrer les gaules des espèces commerciales. Cinq quadrats ont été établis vers chaque point cardinal. Une gaule est définie comme un arbre ayant une hauteur supérieure à 1,3 m, mais dont le DHP était inférieur à 9,0 cm. La régénération des espèces commerciales a été notée dans 4 quadrats de 1 m², un pour chaque point cardinal, niché dans le coin supérieur gauche du deuxième quadrat d'inventaire de 4 m², à partir du centre. Tous les semis des espèces arborescentes dont la hauteur était inférieure à 1,3 m ont été identifiés et dénombrés.

L'ouverture de la canopée a été estimée pour chaque placette d'inventaire à l'aide d'une photographie hémisphérique. De plus, quatre pédons ont été creusés afin de mesurer l'épaisseur des bryophytes vivants et des différentes couches formant la matière organique accumulée jusqu'au sol minéral, selon l'échelle de décomposition de Von Post. Ces pédons se trouvaient dans les points intercardinaux, à 4 m du

centre de la placette et à 50 cm de tout gros obstacle (roche, souche). Le type de drainage et de dépôt de surface de la station ont été identifiés.

2.2.3.2 Inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes

L'inventaire des plantes vasculaires et des bryophytes au sol, sur les débris ligneux et sur le pied des arbres a été réalisé dans 20 quadrats de 1 m², soit 5 par point intercardinal. Le premier quadrat était à 2 m du centre de la placette et 4 m séparaient les quadrats entre eux. Les quadrats ont été disposés de façon à éviter les endroits pouvant avoir été largement piétinés, soit le centre de la placette. Ceci plaçait 8 quadrats légèrement hors de la limite de la placette d'inventaire sans toutefois trop s'en éloigner.

Pour chaque quadrat, les espèces de plantes vasculaires ont été identifiées et leur pourcentage de recouvrement a été estimé. Le recouvrement de l'ensemble des bryophytes et des espèces individuelles a été estimé, les espèces dont le recouvrement était inférieur à 1% obtenant la mention « traces » (TR). Lors des analyses statistiques, une valeur arbitraire de 0,1% a été attribuée à cette mention. L'échantillonnage a été effectué de façon à récupérer un échantillon de tous les substrats colonisés et de toutes les espèces présentes dans le quadrat. Un nom a été attribué aux échantillons qui ont ensuite été séchés pour une identification *a posteriori* en laboratoire. Nous avons inclus les bryophytes poussant sur les troncs d'arbre jusqu'à une hauteur de 30 cm ; celles poussant sur une souche ou un chicot l'étaient jusqu'à une hauteur de 1 m. Outre les débris ligneux grossiers, les débris mesurant entre 2,0 cm et 9,0 cm étaient considérés comme des débris ligneux moyens et ceux inférieurs à 2,0 cm comme de petits débris ligneux. Le recouvrement des différents substrats présents ont également été estimé : les débris ligneux, les souches, le type de litière au sol, le sol minéral, les roches... L'identification des plantes a été effectuée suivant la Flore Laurentienne (Marie-Victorin et al., 2002), Ireland (1982) et la Flore des bryophytes du Québec-Labrador (Faubert, 2012). Les espèces *Vaccinum angustifolium* Ait. et *Vaccinum myrtilloides*

Michx. et les espèces de *Salix spp*, de *Carex spp*, de *Ribes spp*, et d'*Amelanchier spp* n'ont pas été distinguées entre elles. Les saules présents étaient sous la forme arbustive seulement. 4 espèces décrites dans Marie-Victorin et al. (2002) sont susceptibles de se trouver dans l'habitat échantillonné : *Salix rigida* Mühl., *Salix discolor* Mühl., *Salix Bebbiana* Sarg., ainsi que *Salix humilis* Marsh.. Nous avons noté la présence de *Carex trisperma* Dewey., mais le grand nombre de carex sans épi ne permettait pas la distinction de cette espèce de d'autres espèces. L'absence de fleurs ou de fruits des *Ribes* n'a pu permettre leur identification à l'espèce. Quatre espèces pourraient être présentes : *Ribes lacustre* (Pers.) Poir., *Ribes triste* Pallas., *Ribes glandulosum* Grauer. ainsi que *Ribes hirtellum* Michx.. Pour l'*Amelanchier*, trois espèces peuvent se retrouver dans l'habitat : *Amelanchier stolonifera* Wiegand., *Amelanchier laevis* Wiegand. et *Amelanchier Bartramiana* (tausch) Roemer.. De nombreux spécimens n'ont pu être identifiés à l'espèce dû au faible développement de la plante : *Aster spp*, *Viola spp*, la famille des Graminées, la famille des Joncacées, *Rubus spp*, *Aster spp* et un Inconnu. Chacun de ces taxons présentait une seule espèce ayant une ou deux occurrences pour l'ensemble du dispositif expérimental, garantissant la présence d'une seule espèce.

2.2.4 Analyses

Les espèces de plantes vasculaires ont été divisées en quatre groupes morphologiques différents : a) les arbustes, b) les herbacées, c) les fougères, prêles et lycopodes et d) les éricacées. Quant à elles, les bryophytes ont été divisées en trois groupes taxonomiques : les mousses, les hépatiques et les sphaignes. Une classification basée sur la stratégie de vie des espèces combinant la durée de vie attendue de la plante et la taille et quantité de spores produites a été utilisée pour les bryophytes (adapté de During, 1992) (Tableau 2.1). La classification des espèces rencontrées se trouve dans l'Annexe A.4. Cette classification produit des groupes de plantes assez hétérogènes, mais constitue une bonne représentation des capacités de dispersion et de régénération après une perturbation.

Tableau 2.1 Classification des stratégies de vie des bryophytes, réalisée en fonction des espèces qui ont été rencontrées (adapté de During, 1992)

Stratégies de vie	Durée de vie	Reproduction	Spores	Écologie	Espèces
Pérennes (P)	10 ans ou plus	Effort de reproduction sexuée très faible	<20 µm et très nombreuses	Habitat stable ou la variation est tolérée : tourbières, parterre forestier	<i>Callicladium haldanianum</i> , <i>Dicranum ontariense</i>
Pérennes tolérantes au stress (PS)				Caractérisée par leur tolérance au stress et leur plasticité morphologique	<i>Barbilophozia barbata</i> , <i>Brachythecium starkei</i>
Pérennes compétitives (PC)				Caractérisée par leur taux de croissance rapide	<i>Bazzania trilobata</i> , <i>Pleurozium schreberi</i>
Colonisatrices (C)	< 5 ans	Effort de reproduction sexuée et végétative généralement élevé	<20 µm et très nombreuses	Substrats éphémères, leur réapparition est imprévisible	<i>Cephalozia lunulifolia</i> , <i>Herzogiella turfacea</i>
Colonisatrices pionnières (CP)				Capacité à coloniser des environnements très rudes comme les premiers stades de successions primaires	<i>Lophozia ventricosa</i> , <i>Pohlia nutans</i>
Itinérantes «shuttle» (S)	> 5 ans, seul <i>Ptilidium pulcherrimum</i> < 5 ans	Effort de reproduction sexuée et végétative généralement élevé	>20 µm et peu nombreuses	Substrats de longue durée comme les branches des arbres	<i>Frullania oakesiana</i> , <i>Mnium spinulosum</i>
Dominantes (D)	10 ans ou plus	Effort de reproduction sexuée très faible	>20 µm	Sphaignes	<i>Sphagnum fallax</i> , <i>Sphagnum fuscum</i>

Le recouvrement moyen et la richesse spécifique moyenne ont été calculés à l'échelle de la placette pour les groupes de plantes vasculaires et de bryophytes. Nous avons utilisé le pourcentage de recouvrement total de l'ensemble du groupe à l'intérieur des 20 quadrats échantillonnés par placette et nous avons appliqué la moyenne sur l'ensemble des placettes formant la classe d'âge. Pour calculer le recouvrement moyen de chaque espèce individuelle, nous avons procédé de la même manière que pour les groupes d'espèces. La fréquence moyenne des espèces a été déterminée par la proportion du nombre total de quadrats où l'espèce

était trouvée dans la placette et une moyenne a été faite pour la classe d'âge. L'indice de Shannon et l'équitabilité de Pielou ont été utilisés pour estimer la diversité des plantes vasculaires, mais pas pour les bryophytes puisque la faible abondance d'une majorité d'espèces rendait ces indices peu pertinents. L'indice de Shannon permet de quantifier la variabilité de la biodiversité du milieu en utilisant la richesse et l'abondance des espèces (Shannon et Weaver, 1963). Plus grande est la valeur obtenue, plus l'habitat est riche et diversifié. L'équitabilité de Pielou, qui a été calculée à partir de l'indice de Shannon et qui varie entre 0 et 1, représente le degré de diversité atteint par rapport au maximum possible si toutes les espèces étaient représentées par un même nombre d'individus (régularité de la distribution entre les espèces dans un habitat) (Pielou, 1966). Le nombre total d'espèces à l'échelle de la placette inclut chaque espèce présente au moins une fois parmi les 20 quadrats. Pour sa part, la richesse des substrats a été calculée en additionnant tous les types de substrat présents dans chaque quadrat. La fréquence de chaque type de substrat à l'intérieur de chaque station a été obtenue en additionnant le nombre de quadrat où le type de substrat était présent. Pour déterminer les différences de ces diverses mesures entre les classes d'âge et les types de perturbation, nous avons préféré l'analyse de variance (ANOVA) à la régression linéaire puisqu'elle est plus adaptée à l'analyse de variables discrètes et est plus puissante en présence de peu de traitements (deux) et de beaucoup de réplicats (Cottingham, 2005). L'ANOVA était suivie d'un test de Tukey HSD lorsqu'elle indiquait un $p \leq 0,05$.

Nous avons effectué deux analyses de redondance (RDA) (Ter Braak, 1987) afin d'associer la composition des espèces de plantes vasculaires et celle des espèces de bryophytes à l'échelle de la placette aux variables environnementales caractérisant la placette. Les variables environnementales ont été normalisées avant d'effectuer les analyses. Les variables utilisées ont été mesurées à l'échelle de la placette ou proviennent d'une moyenne de variables mesurées à l'échelle du quadrat. La première RDA incluait les espèces de plantes vasculaires, sous forme de présence et d'absence, présentant cinq occurrences et plus dans l'ensemble des stations échantillonnées. Nous y avons inclus des variables représentant le sol

forestier et les différents substrats présents (le pourcentage de recouvrement des feuilles et des aiguilles dans la litière, des lichens, du sol exposé, des roches exposées, des souches, des petits débris ligneux (DLP), des bryophytes et l'épaisseur de la couche organique (MO)) et des variables représentant la composition et la structure du peuplement (le nombre de gaules et de semis, la surface terrière en feuillus, en épinette noire (EPN) et en sapin baumier (SAB), l'ouverture de la canopée) et celles représentant la quantité de bois mort (le nombre de chicots et le volume de DLG). Nous avons effectué une deuxième RDA avec le nombre d'espèces de chaque groupe de stratégie de vie des bryophytes pour chacune des placettes. Nous n'avons pu étudier les bryophytes sur la base de la présence/absence des espèces puisqu'elles étaient trop nombreuses par rapport à notre nombre d'échantillon, inférieur à celui pour les plantes vasculaires. Le nombre de variables environnementales incluses a également été réduit par rapport à la première RDA pour cette même raison (Borcard, 2011). Le pourcentage de recouvrement des feuilles et des aiguilles dans la litière, des lichens, des éricacées, l'épaisseur de la couche organique (MO), la surface terrière en feuillus, en épinette noire et de sapin baumier, l'ouverture de la canopée, le nombre de chicots et le volume de DLG sont les variables utilisées dans cette analyse. Des ellipses ont été ajoutées pour chaque classe d'âge afin de représenter la dispersion des points. Celles-ci représentent l'erreur-type avec un intervalle de confiance à 95% autour de la moyenne des points.

Pour déterminer les variables environnementales ayant le plus d'effet sur les espèces pour chaque RDA, nous avons utilisé le test de permutations de Monte Carlo (9999 permutations). Nous avons également étudié la partition de la variance entre des sous-ensembles de variables environnementales (Borcard, 2011) entre (1) la présence de sapin baumier et d'épinette noire, (2) les variables représentant les substrats, le bois mort et composition du parterre forestier, (3) l'ouverture de la canopée et (4) la présence de feuillus et de la régénération.

Afin d'analyser la variabilité de la richesse des plantes vasculaires, des hépatiques et des mousses aux pour chacun des niveaux d'analyse de l'étude, nous avons

utilisé la «variance components analysis» en suivant la méthode décrite par Crawley (2010). Cette analyse permet de décomposer la variabilité amenée par chaque composante hiérarchique de notre dispositif (classe d'âge, placette, quadrat) et donne la variance expliquée par chacune. Pour analyser et comparer la variabilité de la composition en espèces entre les classes d'âge des différentes perturbations, nous avons appliqué une analyse de correspondance détendancée (DCA) (Hill et Gauch, 1980) aux données de présence/absence des plantes vasculaires, des hépatiques, des mousses et du nombre de substrats disponibles. Les espèces ayant moins de cinq occurrences ont été retirées avant d'effectuer les analyses. Les scores des placettes le long du premier axe ont servi à calculer l'étendue de la dispersion des placettes à l'intérieur de chaque classe d'âge, représentant la variabilité de la composition en espèces (Eilersten, 1990).

Les analyses ont été effectuées à l'aide de la version 2.12.2 de R pour les analyses univariées et multivariées. Tous les paramètres sont présentés avec leur erreur-type.

2.3 Résultats

2.3.1 Effets des perturbations sur les plantes vasculaires

2.3.1.1 Changements temporels de la diversité des plantes vasculaires

Nous avons identifié 62 espèces de plantes vasculaires. Elles sont énumérées avec leur fréquence et abondance moyenne pour chacune des classes d'âge et des types de perturbation dans l'Annexe A.3. Un sommaire des variables récoltées est présenté au Tableau 2.2.

L'abondance, la richesse en espèces et les indices de diversité (indice de Shannon et équitabilité de Pielou) de l'ensemble des plantes vasculaires et des différents groupes morphologiques diffèrent peu entre les types de perturbation lorsque les valeurs de mêmes classes d'âge sont comparées (Tableau 2.3). Seul le groupe des fougères, prêles et lycopodes présente plus de richesse en espèces et est plus

équitablement distribué dans les jeunes peuplements après feu que dans les jeunes peuplements après coupe à blanc. Par contre, de nombreuses différences entre les changements temporelles des indices de diversité des groupes de plantes sont observées entre les types de perturbation. En effet, plusieurs diminutions des indices sont observées dans le temps après feu, alors qu'elles ne sont pas retrouvées après coupe. C'est le cas de la diminution de la richesse du groupe des fougères, prêles et lycopodes, de la diminution de l'indice de Shannon des arbustes, indiquant que quelques espèces gagnent en dominance, et de la diminution de l'abondance des espèces herbacées. Ces changements spécifiques à certains groupes morphologiques induisent une diminution de la richesse de l'ensemble des plantes vasculaires dans le temps à la suite d'un feu. En plus d'observer une stabilité temporelle des indices de diversité après coupe à blanc, l'équitabilité de l'ensemble des plantes vasculaires augmente dans les peuplements plus âgés dévoilant une meilleure distribution entre les espèces avec le temps. Finalement, les indices de diversité du groupe des éricacées ainsi que l'abondance des lichens au sol ne changent ni selon le type de perturbation, ni temporellement.

La variabilité de la richesse en plantes vasculaires des stations après feu est presque équitablement produite par les trois niveaux d'analyse de cette étude, intra-station (quadrat), la station et la classe d'âge (Tableau 2.4). La grande importance de la classe d'âge dans la variabilité de la richesse est cohérente avec la diminution subite de cet indice dans le temps après feu. À l'inverse, la variabilité de la richesse en plantes vasculaires après coupe provient plutôt du quadrat et de la station, la classe d'âge introduisant peu de variabilité.

Tableau 2.2 Caractéristiques des stations échantillonnées par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). Les indices ajoutés à quelques valeurs indiquent un nombre réduit d'échantillons (n).

	Coupes à blanc		Feux de forêt		F	p
	20-50 ans n = 13	50-80 ans n = 14	20-50 ans n = 6	50-100 ans n = 6		
ST total (m ² /ha)	10.3 (2.7)a	27.2 (1.8)b	0.48 (0.25)a	27.0 (5.7)b	18.2	<0.01
ST Feuillus	1.3 (0.8)	0.7 (0.5)	0.12 (0.06)	2.6 (1.6)	1.2	0.31
ST EPN	3.6 (1.0)a	14.4 (1.7)b	0.25 (0.18)a	21.6 (6.5)b	12.8	<0.01
ST SAB	4.3 (1.7)a	11.9 (2.0)b	0.10 (0.10)a	0.93 (0.48)a	9.0	<0.01
DHP moyen des arbres marchants(cm)	11.8 (0.4)b	13.8 (0.3)b	7.0 (2.2)a	14.2 (0.6)b	13.3	<0.01
Nombre de gaules (par 80m ²)	90.1 (18.7)c	30.0 (5.8)ab	84.7 (15.3)bc	14.7 (5.9)a	6.8	<0.01
Nombre de plants en régénération (par 4m ²)	12.1 (3.6)a	31.4 (7.0)b	3.5 (1.5)a	3.5 (1.6)a	5.7	<0.01
Nombre de chicots (par 400m ²)	1.2 (0.4)ab	6.6 (1.0)b	14.2 (3.9)bc	21.7 (7.1)c	10.8	<0.01
DLG total (m ³ /ha)	24.9 (1.6)a	42.2 (7.1)a	105.2 (31.4)b	28.7 (8.8)a	7.3	<0.01
Couvert des souches (%)	0.99 (0.37)	0.73 (0.25)	0.79 (0.27)	0.18 (0.10)	0.9	0.45
Épaisseur de MO (mm)	208.9 (23.2)	233.5 (32.4)	136.9 (24.8) ⁵	198.1 (19.0) ⁵	0.8	0.48
Couvert de feuilles (%)	30.4 (4.5)b	13.7 (3.7)a	45.2 (4.9)b	10.6 (5.1)a	9.4	<0.01
Couvert d'aiguilles (%)	20.2 (3.8)ab	24.5 (3.1)b	6.9 (3.4)a	5.8 (1.7)a	6.0	<0.01
Sol exposé (%)	0.0 (0.0)a	0.0 (0.0)a	0.28 (0.13)b	0.0 (0.0)a	8.6	<0.01
Roche exposé (%)	1.2 (0.7)	0.01 (0.01)	0.52 (0.21)	0.44 (0.41)	1.4	0.25
Ouverture de la canopée (%)	15.0 (2.6)	12.8 (0.8) ¹³	21.3 (0.3)	15.9 (5.7)	1.9	0.15
Couvert de lichens (%)	1.4 (0.6)	0.9 (0.1)	2.7 (0.6)	6.7 (5.7)	1.7	0.18

n = nombre d'échantillon, ST = surface terrière, EPN = épinette noire, SAB = sapin baumier, DHP = diamètre à hauteur de poitrine, DLG = débris ligneux grossier, MO = couche organique.

Tableau 2.3 Abondance et indices de diversité des groupes d'espèces de plantes vasculaires par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$). Le titre de la ligne « Nombre total d'espèces » est suivi du nombre total d'espèces présentes dans l'ensemble du dispositif expérimental.

	Coupes à blanc		Feux de forêt		F	p
	20-50 ans n = 13	50-80 ans n = 14	20-50 ans n = 6	50-100 ans n = 6		
Plantes vasculaires						
Abondance	24.8 (5.2)	17.2 (3.2)	33.7 (7.6)	15.1 (6.8)	2.0	0.14
Richesse en espèces	17.5 (1.6)b	16.1 (1.0)ab	21.2 (2.4)b	10.2 (1.8)a	5.2	<0.01
Nombre total d'espèces (62)	50	42	42	22		
Indice de Shannon	1.80 (0.15)	2.08 (0.09)	1.99 (0.04)	1.58 (0.19)	2.4	0.09
Équitabilité de Pielou	0.63 (0.03)a	0.75 (0.02)b	0.66 (0.03)ab	0.69 (0.04)ab	3.5	0.03
Herbacées						
Abondance	6.2 (1.7)a	7.0 (1.2)a	15.6 (4.3)b	5.6 (2.7)a	3.4	0.03
Richesse en espèces	9.7 (1.1)	9.9 (0.8)	9.7 (1.0)	6.2 (1.4)	2.0	0.13
Nombre total d'espèces (30)	24	20	15	10		
Indice de Shannon	1.33 (0.15)	1.48 (0.13)	0.97 (0.13)	1.04 (0.15)	2.2	0.11
Équitabilité de Pielou	0.62 (0.04)	0.68 (0.03)	0.47 (0.08)	0.66 (0.09)	2.4	0.08
Arbustes						
Abondance	6.2 (2.1)	2.6 (1.2)	6.1 (2.0)	0.8 (0.4)	2.0	0.13
Richesse en espèces	3.8 (0.5)bc	2.6 (0.3)ac	3.5 (0.8)b	2.2 (0.5)a	6.2	<0.01
Nombre total d'espèces (18)	15	11	15	7		
Indice de Shannon	0.78 (0.14)ab	0.64 (0.08)a	1.16 (0.11)b	0.58 (0.11)a	3.7	0.02
Équitabilité de Pielou	0.61 (0.09)	0.57 (0.05)	0.72 (0.04)	0.72 (0.11)	0.9	0.44
Fougères, prêles et lycopodes						
Abondance	1.6 (0.7)	2.1 (1.0)	2.0 (0.8)	0.1 (0.1)	0.7	0.54
Richesse en espèces	1.8 (0.4)b	0.9 (0.3)ab	3.7 (0.7)c	0.3 (0.2)a	9.3	<0.01
Nombre total d'espèces (10)	7	7	8	1		
Indice de Shannon	0.45 (0.14)	0.57 (0.08)	0.98 (0.18)	0	3.2	0.07
Équitabilité de Pielou	0.43 (0.09)a	0.47 (0.12)ab	0.82 (0.07)b	0	5.8	0.02
Éricacées						
Abondance	11.3 (3.9)	5.4 (1.1)	10.0 (3.3)	8.6 (4.4)	0.8	0.49
Richesse en espèces	2.1 (0.4)	2.7 (0.2)	3.0 (0.4)	3.6 (0.2)	1.5	0.24
Nombre total d'espèces (4)	4	4	4	4		
Indice de Shannon	0.71 (0.09)	0.96 (0.05)	0.75 (0.18)	0.77 (0.13)	1.7	0.19
Équitabilité de Pielou	0.64 (0.07)	0.77 (0.03)	0.55 (0.12)	0.72 (0.06)	1.9	0.14

Tableau 2.4 Pourcentage de la variabilité de la richesse exprimée par chaque niveau du dispositif expérimental obtenu par une «variance components analysis» (Crawley 2005)

	Richesse des plantes vasculaires		Richesse des hépatiques		Richesse des mousses		Richesse des substrats	
	Coupe	Feu	Coupe	Feu	Coupe	Feu	Coupe	Feu
Classe d'âge	ND	25.64	27.98	ND	3.94	24.95	1.25	15.40
Station	41.16	37.75	5.20	28.88	38.84	22.46	20.66	23.88
Intra-station	58.84	36.61	66.82	71.12	57.22	52.59	78.09	60.73

ND = Non disponible

2.3.1.2 Relation entre l'habitat et les plantes vasculaires

L'analyse de redondance montre que les deux types de perturbation diffèrent en termes de conditions environnementales et d'assemblages d'espèces de plantes vasculaires (Figure 2.2). La RDA a permis d'expliquer 79 % de la variance de la relation espèce-environnement par les deux premiers axes canoniques, avec un pourcentage cumulatif de 91 % pour les quatre premiers axes.

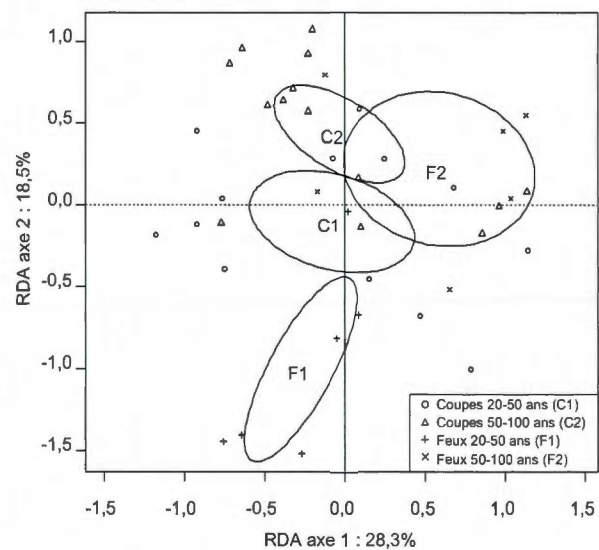
Après feu, une distinction entre les jeunes peuplements et les peuplements plus vieux est présente (Figure 2.2 a). Toutefois, les jeunes peuplements après coupe ont une composition en espèces et des conditions environnementales qui s'apparentent à celles des peuplements plus vieux issus des deux types de perturbation. Plusieurs espèces pionnières intolérantes à l'ombre qui sont associées aux jeunes peuplements après feu disparaissent ou diminuent en abondance dans les vieux peuplements après feu (*Lycopodium obscurum* (LYO), *Lycopodium clavatum* (LYC), *Rubus pubescens* (RUP), *Vaccinium angustifolium* et *Vaccinium myrtilloides* (VAM), *Diervilla lonicera* (DIE), *Prunus pennsylvanica* (PRP), *Viburnum cassinoides* (VIC), *Dryopteris disjuncta* (DRD), *Salix* spp (SAL), *Amelanchier* spp (AME), *Cornus canadensis* (CON)) (Figure 2.2 b).

Les espèces ainsi que les stations sont d'abord ordonnées dans la RDA selon un gradient de complexité structurelle de l'habitat et par la composition du peuplement qui se distingue par le sapin baumier et les feuillus d'une part et par l'épinette noire

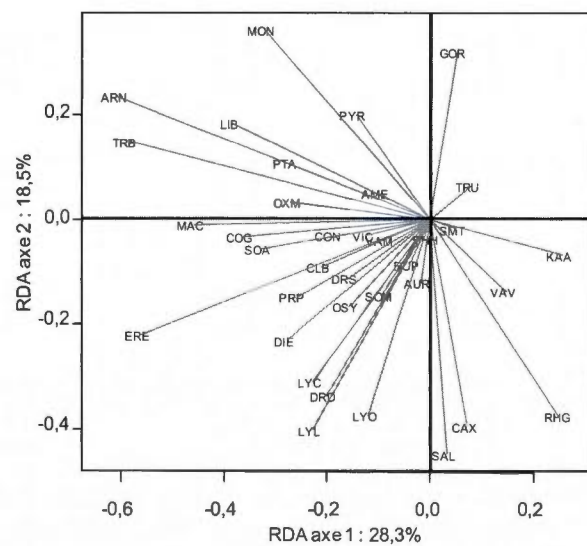
d'autre part (Figure 2.2 c). Ce gradient est représenté par le premier axe (40.6 % de la variance espèces-environnement expliquée) et varie d'un habitat structurellement très diversifié (abondance de bois mort de gros diamètre, présence d'une structure verticale dans le peuplement, présence de litière au sol) à un habitat peu diversifié (couvert important de bryophytes et de lichens au sol, accumulation de matière organique, bois mort présent sous la forme de petits débris ligneux). Le deuxième axe (28.2 % de la variance espèces-environnement expliquée) représente un gradient de fermeture de la canopée. Les variables environnementales ayant un plus grand impact sur les assemblages de plantes vasculaires sont la surface terrière de sapin baumier, la surface terrière d'épinette noire, le nombre de chicots, le volume de débris ligneux grossiers, le pourcentage de recouvrement d'aiguilles dans la litière, le pourcentage de recouvrement de feuilles dans la litière et l'ouverture de la canopée (Figure 2.2 c).

Bien que la composition du couvert forestier ait une grande influence sur la composition des plantes vasculaires à l'intérieur d'un peuplement (3,1 %), ce sont les variables décrivant les substrats disponibles, le bois mort et le parterre forestier, qui influencent le plus ce groupe de plantes en expliquant 11,4 % de la variance (Tableau 2.8 et Figure 2.4). Par ailleurs, l'ouverture de la canopée et la présence de feuillus n'expliquent pas une grande part de la variance de la composition des plantes vasculaires.

a) Stations



b) Espèces de plantes vasculaires



c) Variables environnementales

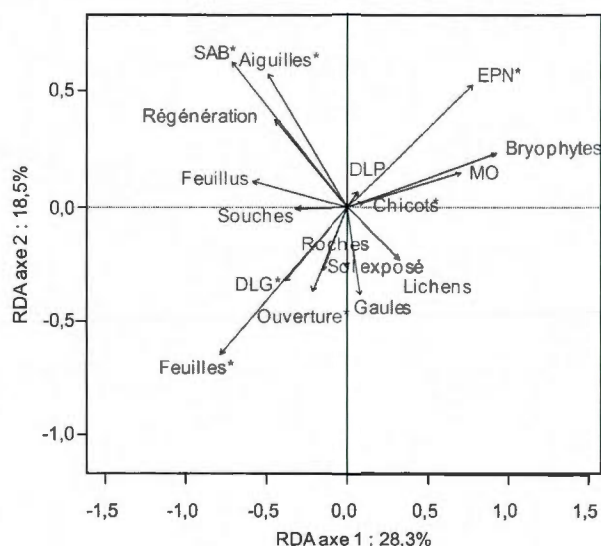


Figure 2.2 RDA des plantes vasculaires et des variables environnementales des deux types de perturbation (représentation des corrélations) : a) stations, b) espèces ayant au minimum 5 occurrences et c) variables environnementales (celles suivies d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) : **SAB** : surface terrière en sapin baumier, **EPN** : surface terrière en épinette noire, **Feuillus** : surface terrière de l'ensemble des espèces de feuillus, **Régénération** : nombre de plantules, **Gaules** : nombre de gaules, **Bryophytes** : % de recouvrement des bryophytes au sol, **MO** : épaisseur de la couche organique, **Sol exposé** : % de recouvrement de sol minéral exposé, **Lichens** : % de recouvrement des lichens, **Roches** : % de recouvrement des roches, **Ouverture** : % d'ouverture de la canopée, **Feuilles** : % de recouvrement de la litière de feuilles, **Aiguilles** : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, **DLG** : volume de débris ligneux grossiers, **DLP** : volume de petits débris ligneux, **Chicots** : nombre de chicots et **Souches** : % de recouvrement de pied de chicots.

La différence existant entre les assemblages de plantes vasculaires issus des deux types de perturbation en début de succession disparaît avec le temps, mais plus de variabilité est observée entre les peuplements issus de coupe qu'entre ceux après feu. En effet, la variabilité de la composition des plantes vasculaires à l'échelle de la placette, calculée par la position des placettes sur le premier axe d'une DCA, est très élevée à la suite d'une coupe à blanc et diminue un peu dans les peuplements plus âgés alors que le feu produit une variabilité plus faible et stable dans le temps (Tableau 2.5).

2.3.2 Effets des perturbations sur les bryophytes

2.3.2.1 Changements temporels de la diversité des bryophytes

Pour réaliser cette étude, 9 291 spécimens de bryophytes ont été identifiés. Ils appartenaient à 103 espèces, énumérées avec leur fréquence et abondance moyenne par classe d'âge et type de perturbation à l'Annexe A.4.

Tableau 2.5 Dispersion des scores des stations sur le premier axe à l'intérieur de chaque DCA

	Plantes vasculaires			Hépatiques			Mousses			Substrats		
	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue	Min	Max	Étendue
Coupes à blanc												
20-50 ans	-0.91	0.81	1.72	-0.51	0.33	0.84	-0.10	0.39	0.49	-0.09	0.55	0.64
50-80 ans	-1.12	0.32	1.44	-0.74	0.14	0.88	-0.67	0.35	1.02	-0.26	0.26	0.52
20-80 ans	-1.12	0.81	1.93	-0.74	0.33	1.07	-0.67	0.39	1.06	-0.26	0.55	0.81
Feux de forêt												
20-50 ans	-0.26	0.53	0.79	-0.25	1.29	1.54	0.14	0.71	0.57	-0.37	-0.05	0.32
50-100 ans	-1.06	0.10	1.17	-0.47	0.76	1.23	-0.38	0.56	0.94	-0.11	0.52	0.63
20-100 ans	-1.06	0.53	1.57	-0.47	1.29	1.76	-0.38	0.71	1.09	-0.37	0.52	0.89

Lorsque les deux types de perturbation sont comparés entre les mêmes classes d'âge, aucune différence n'est trouvée entre l'abondance et la richesse en espèce de l'ensemble des bryophytes et des groupes morphologiques (Tableau 2.6). Par contre, à l'intérieur de chaque chronoséquence, des changements temporels de ces indices statistiques sont apparents. Après feu, les changements sont présents sous la forme d'une augmentation du couvert de l'ensemble des bryophytes au sol produite par le groupe des mousses. Toutefois, la richesse de ce groupe d'espèces diminue, ce qui réduit la richesse de l'ensemble des bryophytes. Après coupe, ces changements sont absents; c'est plutôt la richesse des hépatiques qui diminue dans le temps. Le groupe des sphaignes ne présente pas de différences en abondance et en richesse, peu importe la classe d'âge et le type de perturbation.

Pour les deux types de perturbation, la majeure partie de la variabilité de la richesse en hépatiques et en mousses provient du plus petit niveau du dispositif expérimental soit celui du quadrat (Tableau 2.4). Ce niveau apporte un peu moins de variabilité pour le groupe des mousses que pour celui des hépatiques. La majorité de la variabilité de la richesse des différents substrats présents provient également du quadrat, peu importe le type de perturbation. Toutefois la classe d'âge explique davantage de variabilité pour la richesse en substrats après feu qu'après coupe.

Tableau 2.6 Abondance et richesse des groupes d'espèces de bryophytes par classes d'âge et types de perturbation (ANOVA sur l'interaction entre le type de perturbation et la classe d'âge). Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs suivies d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles selon le test de Tukey-HSD ($\alpha = 0,05$).

	Coupes à blanc		Feux de forêt		F	p
	20-50 n = 9	50-80 n = 9	20-50 n = 6	50-100 n = 6		
Nombre de microhabitats échantillonnés	2.1 (0.4)ab	3.0 (0.2)b	2.7 (0.2)ab	1.6 (0.4)a	4.4	0.01
Bryophytes						
Abondance	48.6 (6.1)a	40.9 (8.6)ab	30.3 (5.7)a	67.7 (7.4)b	3.7	0.02
Richesse en espèces	37.6 (1.5)ab	32.2 (3.7)ab	43.3 (1.9)b	28.8 (3.9)a	3.9	0.02
Nombre total d'espèces (103)	80	68	81	61		
Mousses						
Abondance	47.1 (5.9)ab	33.5 (8.2)ab	26.5 (5.4)a	65.1 (8.4)b	4.1	0.02
Richesse en espèces	19.9 (0.9)ab	19.7 (2.0)ab	24.0 (1.5)b	15.2 (2.4)a	3.6	0.03
Nombre total d'espèces (57)	43	35	43	34		
Sphaignes						
Abondance	2.0 (1.5)	3.7 (2.6)	4.2 (2.2)	2.4 (2.0)	0.2	0.88
Richesse en espèces	1.4 (0.5)	1.7 (0.7)	3.3 (0.7)	1.5 (0.8)	1.7	0.18
Nombre total d'espèces (9)	7	5	7	4		
Hépatiques						
Abondance	0.7 (0.2)	1.1 (0.2)	0.5 (0.3)	0.2 (0.1)	2.0	0.14
Richesse en espèces	16.2 (0.8)b	10.9 (1.6)a	16.0 (1.5)ab	12.2 (2.4)ab	3.3	0.04
Nombre total d'espèces (37)	30	28	31	23		

2.3.2.2 Relation entre l'habitat et les bryophytes

La RDA effectuée avec les sept groupes de bryophytes classées selon leur stratégie de vie montre une distinction entre les types de perturbation selon leurs conditions environnementales ainsi que les stratégies de vie qu'ils favorisent (Figure 2.3). L'analyse a permis d'expliquer 77,7 % de la variance de la relation stratégies-environnement par les deux premiers axes canoniques, avec un pourcentage cumulatif de 94,7 % pour les quatre premiers axes.

Les jeunes peuplements après feu et après coupe diffèrent légèrement sur la base du volume de DLG et de la richesse en espèces de chaque stratégie de vie qui sont supérieurs après feu (Figure 2.3 a, b et c). Les divergences temporelles entre ces deux types de perturbation sont plus importantes. Après feu, une diminution de la richesse de toutes les stratégies de vie entre les classes d'âge est présente et est associée à une forte présence d'épinette noire et à une diminution du recouvrement de litière sous forme de feuilles et d'aiguilles. Après coupe, la richesse demeure stable, tout comme la présence de sapin baumier et du recouvrement de litière sous forme de feuilles et d'aiguilles.

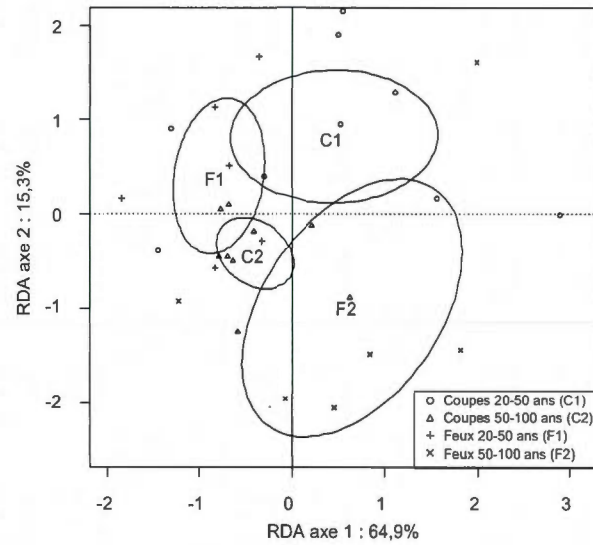
Le regroupement de toutes les stratégies de vie du même côté de l'ordination indique que leur richesse est favorisée par les mêmes conditions environnementales, c'est-à-dire celles associées au premier axe (Figure 2.3 b et c). Le premier axe explique la majorité de la variance espèces-environnement avec 62,2 % et représente un gradient de complexité structurelle de l'habitat (Figure 2.3 c). Ainsi, la richesse des groupes de stratégies de vie augmente dans un habitat structurellement diversifié (abondance de bois mort de gros diamètre, augmentation de la surface terrière de bouleau blanc et de sapin baumier, présence de litière au sol) par rapport à un habitat peu diversifié (recouvrement important de lichens terricoles et d'éricacées, accumulation de matière organique) (Figure 2.3 b). Le second axe explique une faible part de la variance (15,5 %) et est associé à un gradient de fermeture de la canopée (Figure 2.3 c). Celui-ci distingue les différentes stratégies de vie selon leur affinité pour des milieux ouverts (jeunes), aux conditions instables et sèches (espèces dominantes, pérennes et itinérantes), et à des milieux plus fermés (plus âgés), aux conditions environnementales plus stables et humides (espèces colonisatrices et colonisatrices pionnières) (Figure 2.3 b). Les trois variables qui ont le plus d'influence sur les groupes sont la surface terrière d'épinette noire, la quantité de chicots et l'abondance du couvert d'éricacées (Figure 2.3 c).

Le bois mort et le parterre forestier sont le groupe de variables influençant le plus la composition des bryophytes à l'intérieur du peuplement puisqu'il explique pour 22 % de sa variance (Tableau 2.7 et Figure 2.4). La composition du couvert forestier entre

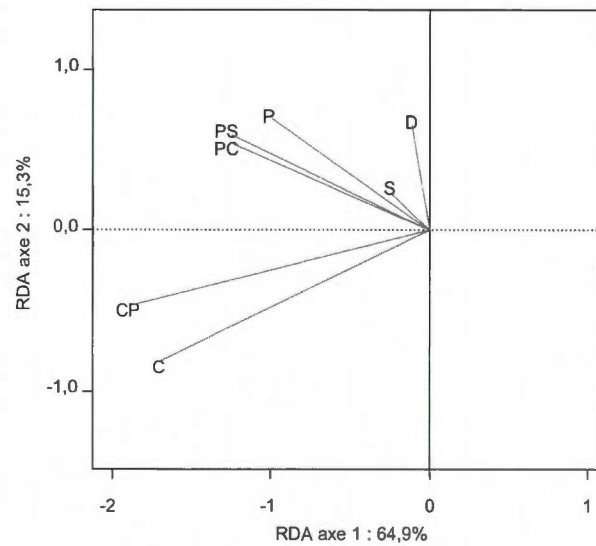
l'épinette noire et le sapin baumier a une influence moindre, mais demeure importante (6,5 % de la variance) alors que l'ouverture de la canopée et la présence de feuilles et de la régénération n'expliquent pas une grande part de la variance dans la composition des bryophytes.

En regardant la dispersion des vieux peuplements à l'intérieur de la RDA, les impacts du feu sur la composition des bryophytes et sur la création de conditions environnementales sont légèrement moins hétérogènes que ceux de la coupe à blanc, mais contrairement à la coupe, gagne en variabilité avec le temps. En étudiant la variabilité intra-classe d'âge pour les mousses et les hépatiques séparément à l'aide de DCA, nous observons que la variabilité de la composition des mousses et des hépatiques ne diffère pas selon le type de perturbation pour les mousses, mais diffère pour les hépatiques (Tableau 2.5). Chez les hépatiques, le feu produit une composition plus hétérogène que celle de la coupe, mais cette variabilité diminue dans le temps. La variabilité de la composition des substrats est moindre dans les jeunes peuplements après feu qu'après coupe, mais devient plus hétérogène avec le temps après feu alors qu'elle demeure stable après coupe.

a) Stations



b) Stratégies de vie des bryophytes



c) Variables environnementales

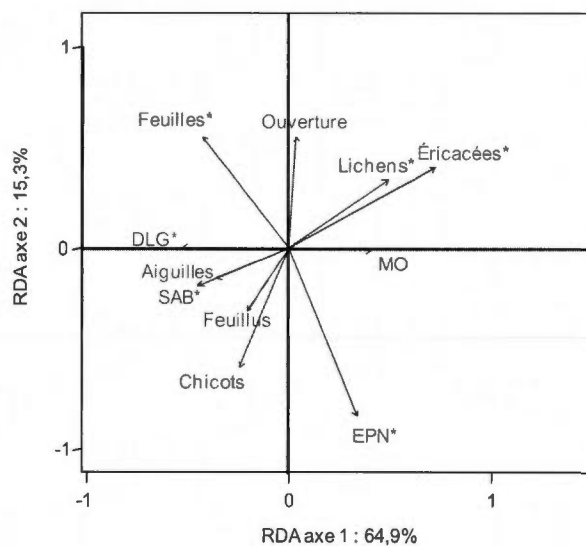


Figure 2.3 RDA des stratégies de vie des bryophytes et des variables environnementales des deux types de perturbation : a) stations, b) stratégies de vie des bryophytes : **P** : pérennes, **PS** : pérennes tolérantes au stress, **PC** : pérennes compétitives, **D** : dominantes, **S** : itinérantes, **C** : colonisatrices et **CP** : colonisatrices pionnières, et c) variables environnementales (celles succédées d'un astérisque influencent significativement la communauté de plantes vasculaires) : **SAB** : surface terrière en sapin baumier, **EPN** : surface terrière en épinette noire, **Éricacées** : % de recouvrement des espèces d'éricacées, **MO** : épaisseur de la couche organique, **Lichens** : % de recouvrement des lichens, **Ouverture** : % d'ouverture de la canopée, **Feuilles** : % de recouvrement de la litière de feuilles, **Aiguilles** : % de recouvrement de la litière d'aiguilles, **DLG** : volume de débris ligneux grossiers et **Chicots** : nombre de chicots.

Tableau 2.7 Part de la variance observée dans les données de présence et d'absence des plantes vasculaires et du nombre d'espèces de chacune des stratégies de vies expliquée par des sous-ensembles de variables environnementales selon le « variation partitioning » (Borcard 2011)

Sous-ensembles de variables environnementales	Plantes vasculaires	Bryophytes
Surface terrière d'épinette noire et sapin baumier	3,1%	6,5%
Substrats, bois mort et composition du parterre forestier	11,4%	22,1%
Ouverture de la canopée	-0,1%	-0,3%
Feuillus et régénération	1,5%	1,2%

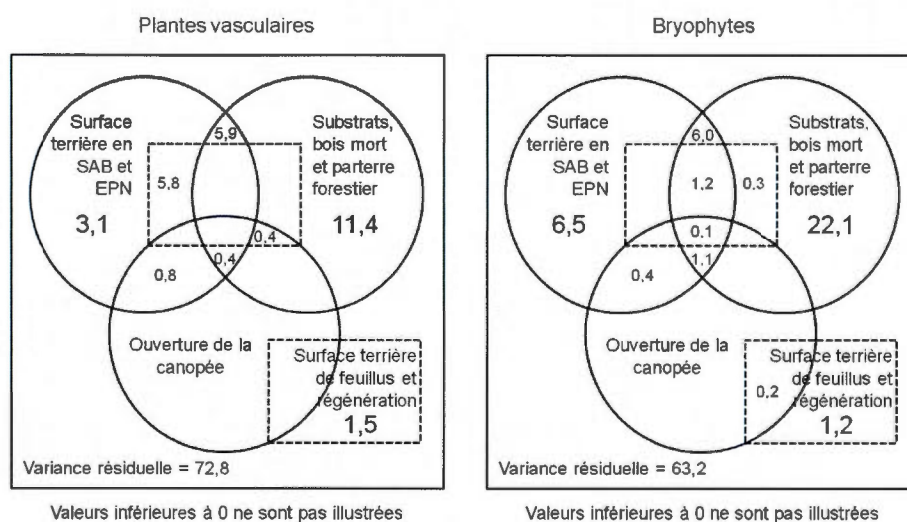


Figure 2.4 Portions (%) expliquées de la variance des données de présence/absence des plantes vasculaires et de richesse spécifique des stratégies de vies des bryophytes par quatre sous-ensembles de variables environnementales. Les trois cercles représentent chacun un sous-ensemble alors que les rectangles pointillés représentent un seul sous-ensemble. Les portions inscrites dans les zones partagées entre différents sous-ensembles consistent en la variance expliquée partagée entre ceux-ci.

2.4 Discussion

Peu de différences existent entre une succession forestière issue d'un feu et d'une coupe à blanc pour la forêt boréale de la Côte-Nord. La coupe à blanc ne diminue pas la richesse et la diversité des groupes de plantes vasculaires et non-vasculaires par rapport au feu, les maxima s'observant dans les jeunes peuplements après coupe, tel que reporté par plusieurs études (Hart et Chen, 2008; Rees et Juday, 2002; Haeussler et al., 2002) (Tableau 2.3 et Tableau 2.6). Le peu de différences qu'il y a entre le feu et la coupe se trouve au niveau des changements temporels de la richesse des plantes vasculaires et non-vasculaires; une diminution en richesse a lieu après feu alors qu'après coupe, la richesse demeure stable alors que seul le groupe des hépatiques diminue en richesse. Contrairement à notre hypothèse, la coupe à blanc ne conduit généralement pas à une homogénéisation de la composition des plantes vasculaires et non-vasculaires par rapport au feu (Tableau 2.5). Finalement, le feu et la coupe à blanc produisent des conditions environnementales et des communautés de sous-bois qui tendent à converger dans le temps (Figure 2.2 et Figure 2.3).

2.4.1 Changements temporels en diversité, en composition et en variabilité de la composition

Plusieurs changements de composition sont observés après feu et sont absents après coupe à blanc (Tableau 2.3, Tableau 2.6). La colonisation par les espèces pionnières et intolérantes à l'ombre observée après feu, notamment par les saules et les lycopodes, se distingue de la faible présence de ces espèces après coupe à blanc (Figure 2.2), comme reporté par Rees et Juday (2002) et Nguyen-Xuan et al. (2000). Le degré de perturbation du parterre et du sol forestier semble être le principal facteur responsable des différences de composition entre les types de perturbation tôt dans la succession (Nguyen-Xuan et al., 2000; Haeussler et al., 2002). Le feu crée de l'espace pour la colonisation de nouvelles espèces, tandis que la coupe est moins apte à être colonisée et préserve une grande partie de la

végétation préétablie. Par la suite, la fermeture graduelle de la canopée produit la majorité des modifications des conditions environnementales (Figure 2.2) (Kurulok et MacDonald, 2007). Les changements compositionnels et les diminutions temporelles en richesse des plantes vasculaires et non-vasculaires que nous avons obtenus après feu y sont associées.

De son côté, la coupe à blanc permet de maintenir plus de diversité et de variabilité de la composition (Tableau 2.3 et Tableau 2.5) en plantes vasculaires que le feu puisqu'elle permet la coexistence d'espèces pionnières et d'espèces de fin de succession. Étant donné que la coupe n'engendre que peu de perturbation du sol, un important couvert de bryophytes aurait pu être maintenu (Tableau 2.6). Or, il semble que le retrait du couvert d'arbres a contribué à diminuer le couvert des bryophytes (Fenton et al., 2003), ne laissant que les espèces ayant une bonne tolérance physiologique à ces conditions plus sèches et ensoleillées. Ceci peut expliquer pourquoi une plus faible variabilité dans la composition des hépatiques entre les coupes à blanc qu'entre les feux a été observée, leur composition étant restreinte aux espèces tolérant ces changements. À la fermeture de la canopée, la composition de la végétation de sous-bois étant déjà largement composée d'espèces résiduelles de la forêt antérieure, peu de changements temporels en composition et en richesse des plantes vasculaires ont lieu. Seule la richesse des hépatiques diminue avec le temps (Tableau 2.6). Pourtant, une forte régénération de sapin baumier est produite à la suite de coupe à blanc et les hypnacées ne dominent pas les peuplements encore (Tableau 2.2), ce qui aurait pu maintenir leur richesse au même niveau. Seulement, ces espèces sensibles, dont nombreuses sont épiphytiques, sont dépendantes de la présence de substrats éphémères (During, 1992). La faible perturbation du sol et l'absence de microtopographie créée lors du chablis des arbres brûlés limite les micro-habitats de milieux perturbés comme les roches et le sol minéral exposé. De plus, bien que la quantité de DLG demeure tout de même importante après coupe (Tableau 2.2), la qualité de ceux-ci importe également. Un débris ligneux trop frais, trop petit ou trop avancé dans la décomposition ne forme pas un substrat idéal puisqu'il ne permet pas de s'y

accrocher et de maintenir l'humidité ou encore il devient envahi par les hypnacées (Ódor et Standovár, 2001). Contrairement au feu, la coupe à blanc, conduit à une plus grande présence des DLG très décomposés et peu décomposés par le retrait de la matière ligneuse, limitant la présence des débris des classes de décomposition intermédiaires qui sont associées à plus de diversité en bryophytes.

2.4.2 Canopée et complexité structurelle

Les facteurs associés à la composition et à la fermeture de la canopée ont un effet très important sur les plantes vasculaires et sur les bryophytes retrouvées dans le sous-bois (Figure 2.2 et Figure 2.3). Une ouverture plus importante du couvert permet un apport plus grand en luminosité au sol, permettant aux plantes vasculaires d'occuper l'espace alors que la présence des hypnacées est toujours limitée. Nos résultats sont en accord avec ceux de Hart et Chen (2008) et Rees et Juday (2002) qui ont aussi observé une augmentation de la richesse avec l'ouverture du couvert. En plus de générer des changements dans les ressources disponibles, le processus de fermeture de la canopée s'accompagne d'une diminution de l'hétérogénéité retrouvée au niveau du parterre forestier induite par l'augmentation du couvert de bryophytes au sol. Ainsi, la fermeture de la canopée agit comme un goulot d'étranglement sur les communautés de sous-bois (Økland et al., 2003b), ne créant pas d'espace pour la colonisation de nouvelles espèces et éliminant les espèces qui ne sont pas adaptées aux nouvelles conditions de l'habitat. De plus, la dominance de l'épinette noire dans un peuplement limite la richesse du sous-bois par rapport à un couvert dominé par le sapin baumier. Les pessières noires présentent un grand recouvrement d'éricacées et d'hypnacées dominant le sous-bois, qui réduisent l'hétérogénéité du parterre forestier.

Nos résultats montrent que c'est l'hétérogénéité des substrats qui influence le plus la composition et la distribution des plantes de sous-bois par rapport à une variation à plus grande échelle comme la fermeture de la canopée (Figure 2.4), ce qui rejoint Økland (2000). De nombreuses études ont trouvé que les peuplements

structurellement complexes contenaient plus de micro-habitats et conduisaient au maintien d'une plus grande richesse de plantes (Gustafsson et al., 1992; Mills et Macdonald, 2005; Ross-Davis et Frego, 2002). La quantité et la qualité du bois mort, la microtopographie et le type de litière affecte la diversité végétale (Ohlson et al., 1997; Beatty, 1994). Les espèces colonisatrices et colonisatrices pionnières telles que *Jamesoniella autumnalis*, *Lophozia* spp, *Anastrophyllum hellerianum*, *Herzogiella turfacea*, *Barbilophozia attenuata*, *Lepidozia reptans* et *Tetraphis pellucida*, une majorité d'espèces épiphytiques et d'hépatiques, se trouvent fortement associées aux quantités de DLG dans les stations.

2.4.4 Implications

L'aménagement écosystémique cherche à réduire les écarts entre les attributs produits par les perturbations naturelles et ceux des traitements sylvicoles. Nos résultats indiquent qu'un peu moins de 100 ans après coupe, les forêts coupées à blanc possèdent des attributs et des assemblages d'espèces similaires à ceux des forêts de 50 à 80 ans non aménagées. Toutefois, les changements temporels en richesse et en composition sont presque absents après la coupe, ce qui n'est pas le cas après feu. Bien que les espèces pionnières intolérantes à l'ombre soient moins nombreuses et abondantes dans les peuplements de 20 à 50 ans après coupe, les espèces de plantes vasculaires de fin de succession ne sont pas éliminées, ce qui est bénéfique si seul un accent est mis sur la conservation de ces espèces. Par contre, la richesse des hépatiques tend à diminuer à la fermeture de la canopée après coupe, ce qui laisse présager une baisse de la biodiversité végétale avec le temps. La diminution de la qualité et de la quantité des micro-habitats, qui n'implique pas seulement le volume de DLG, pourrait devenir un facteur limitatif de la richesse en hépatiques dans les peuplements plus âgés (Ross-Davis et Frego, 2002).

Au cours des deux dernières décennies, nous avons assisté au remplacement de la coupe à blanc vers la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS). La CPRS, qui perturbe moins sévèrement le parterre que la coupe à blanc (Simard

et al., 2001), est susceptible de réduire davantage l'écart entre la diversité et la composition des plantes de sous-bois du peuplement original et du nouveau peuplement. Ainsi, la différence attendue entre les impacts du feu et de la CPRS sur les communautés végétales pourrait être plus grand que celui illustré dans notre étude puisque les espèces pionnières seraient totalement absentes de la CPRS. De plus, l'enjeu du bois mort demeure toujours présent. Ainsi, la perturbation du sol telle qu'elle était produite par la coupe à blanc peut être adéquate pour limiter les différences avec le feu de forêt de la dynamique des plantes de sous-bois en début de succession.

Bien qu'il soit possible de produire des forêts aménagées âgées de 80 ans similaires à celles des forêts non aménagées au niveau de la diversité et de la composition des plantes de sous-bois, un des enjeux importants amenés par l'aménagement forestier est l'élimination des forêts plus âgées du paysage (voir Chapitre 1). La récolte des peuplements matures conduit à un déficit en peuplements commençant leur sénescence en vue d'atteindre une structure irrégulière qui est associée à une diversité importante de plantes vasculaires et non-vasculaires. En absence de nouveaux aménagements dans ces peuplements, notre étude laisse présager qu'ils atteindront les caractéristiques des vieilles forêts issues de feux.

2.5 Remerciements

Le financement de ce projet provient du Fonds de recherche sur la nature et les technologies du Québec (FQRNT), le CRSNG, la chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune et de la chaire industrielle en aménagement forestier durable UQAT-UQAM. Nous remercions les aides terrain Jean-Philippe Roussy, Édith Lachance et Anne Allard-Duchêne, et les aides logistiques et statistiques Martine Lapointe et Marc Mazerolle.

2.6 Références bibliographiques

- Andersson, L.I., and Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.
- Beatty, S.W. 1984. Influence of microtopography and canopy species on spatial patterns of forest understory. *Ecology* 65(5): 1406-1419.
- Beatty, S.W. 2003. Habitat heterogeneity and maintenance of species in understory communities. *In* The herbaceous layer in forests of eastern North America Edited by Frank S. Gilliam, and Mark R. Roberts. Oxford University Press New York. pp. 177-197.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D., and Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36(1): 81-95.
- Blais, J.R. 1983. Les forêts de la Côte-Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *The Forestry Chronicle* 59: 17-20.
- Borcard, D., Gillet, F., and Legendre, P. 2011. Numerical ecology with R. Springer, New York.
- Bouchard, M., and Pothier, D. 2011. Long-term influence of fire and harvesting on boreal forest age structure and forest composition in eastern Québec. *Forest Ecology and Management* 261(4): 811-820.
- Bouchard, M., Pothier, D., and Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 38: 1621-1633.
- Boucher, D., De Grandpré, L., and Gauthier, S. 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle* 79(2): 318-328.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Gauthier, S., and Drapeau, P. 2002. Bryophyte and lichen communities in mature to old-growth stands in Eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal Forest Research* 32: 1080-1093.
- Busby, J.R., Bliss, L.C., and Hamilton, C.D. 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monographs* 48(2): 95-110.

- Carleton, T.J., and Maycock, P.F. 1978. Dynamics of the boreal forest South of James Bay. *Canadian Journal of Botany* 56: 1157-1173.
- Cottingham, K.L., Lennon, J.T., and Brown, B.L. 2005. Knowing when to draw the line: designing more informative ecological experiments. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(3): 145-152.
- Crawley, M. 2007. *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, England.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., and Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian Southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- During, H.J. 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. *In* *Bryophytes and Lichens in a Changing Environment*. J. W. Bates & A. M. Farmer Oxford. pp. 1-31.
- Dyrness, C.T. 1973. Early stages of plant succession following logging and burning in the Western Cascades of Oregon. *Ecology* 54(1): 57-69.
- Eilertsen, O., Økland, R.H., Økland, T., and Pedersen, O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. *Journal of Vegetation Science* 1(2): 261-270.
- Environnement Canada. 2009. Normales et moyennes climatiques. Available from http://www.climat.meteo.gc.ca/climate_normals/index_f.html.
- Faubert, J. 2012. Flore des bryophytes du Québec-Labrador. Volume 1 : Anthocérotes et hépatiques. Société québécoise de bryologie, Saint-Valérien, Québec.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141: 1389-1399.
- Fenton, N.J., Frego, K.A., and Sims, M.R. 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81: 714-731.
- Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of Southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61: 2459-2471.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) - *Pleurozium* forests of South-Eastern Labrador, Canada. *Journal of Ecology* 73(517-534).

- Fraver, S., Ringvall, A., and Jonsson, B.G. 2007. Refining volume estimates of down woody debris. *Canadian Journal of Forest Research* 37(3): 627-633.
- Grondin, P., Blouin, J., Racine, P., D'Avignon, H., and Tremblay, S. 1998. Rapport de classification écologique de sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est. Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, Ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Gustafsson, L., Fiskesjö, A., Hallingbäck, T., Ingelög, T., and Pettersson, B. 1992. Semi-natural deciduous broadleaved woods in southern Sweden—habitat factors of importance to some bryophyte species. *Biological Conservation* 59(2-3): 175-181.
- Gustafsson, L., and Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in South-West Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.
- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y., and Kranabetter, J.M. 2002. Silvicultural disturbance severity and plant communities of the southern Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36(1): 307-327.
- Haeussler, S., and Bergeron, Y. 2004. Range of variability in boreal aspen plant communities after wildfire and clear-cutting. *Canadian Journal of Forest Research* 34(2): 274-288.
- Hart, S.A., and Chen, H.Y.H. 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* 78(1): 123-140.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. *In* *Forest succession: concepts and application*. Edited by H.H. Shugart D.C. West, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hill, M.O., and Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Plant Ecology* 42(1): 47-58.
- Ireland, R.R. 1982. Moss flora of the maritime provinces. National Museum of Natural Sciences, Canada.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Johnson, E.A., and Miyanishi, K. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters* 11(5): 419-431.

- Kurulok, S.E., and Macdonald, S.E. 2007. Impacts of postfire salvage logging on understory plant communities of the boreal mixedwood forest 2 and 34 years after disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 37(12): 2637-2651.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., and Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- Macdonald, S.E., and Fenniak, T.E. 2007. Understory plant communities of boreal mixedwood forests in western Canada: Natural patterns and response to variable-retention harvesting. *Forest Ecology and Management* 242(1): 34-48.
- Marie-Victorin, F., Brouillet, L., and Goulet, I. 2002. Flore laurentienne. 3e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.
- Mills, S.E., and Macdonald, S.E. 2005. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the Western Canadian boreal forest. *The Bryologist* 108(1): 86-100.
- Morneau, C., and Landry, Y. 2007. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6h- Collines du lac Péribonka et 6i - Hautes collines du réservoir aux Outardes. Direction des inventaires forestiers, Division de l'analyse et de la diffusion des informations forestières et écologiques, Forêt Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec.
- Nguyen-Xuan, T., Bergeron, Y., Simard, D., Fyles, J.W., and Paré, D. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison. *Canadian Journal of Forest Research* 30(9): 1353-1364.
- Ódor, P., and Standovár, T. 2001. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: The effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins*(49): 219-229.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., and Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* 81: 221-231.
- Økland, R.H. 2000. Understorey vegetation development in North Finnish *Picea* forests after disturbance: re-analysis of Sirén's data. *Journal of Vegetation Science* 11(4): 533-546.
- Økland, T., Rydgren, K., Økland, R.H., Storaunet, K.O., and Rolstad, J. 2003a. Variation in environmental conditions, understorey species number,

abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *Forest Ecology and Management* 177(1-3): 17-37.

- Økland, R.H., Rydgren, K., and Økland, T. 2003b. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84(7): 1909-1919.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34(2): 353-364.
- Pielou, E.C. 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13: 131-144.
- Rambo, T.R. 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in Western Oregon forests. *Northwest Science* 75(3): 270-279.
- Rambo, T.R., and Muir, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101(3): 366-376.
- Ramovs, B.V., and Roberts, M.R. 2003. Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications* 13(6): 1682-1700.
- Rees, D.C., and Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in Central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Rheault, H., Bélanger, L., Grondin, P., Ouimet, R., Hébert, C., and Dussault, C. 2009. Stand composition and structure as indicators of epixylic diversity in old-growth boreal forests. *Ecoscience* 16(2): 183-196.
- Ross-Davis, A.L., and Frego, K.A. 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany* 80: 21-33.
- Ryan, K.C. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica* 36(1): 13-39.
- Rydgren, K., Hestmark, G., and Økland, R.H. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 763-776.
- Saucier, J.-P., Berger, J.-P., D'Avignon, H., and Racine, P. 1994. Le point d'observation écologique. Service des inventaires forestiers, Direction de la

gestion des stocks forestiers, Ministère des Ressources naturelles du Québec.

- Shafi, M.I., and Yarranton, G.A. 1973. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. *Ecology* 54(4): 897-902.
- Shannon, C.E., and Weaver, W. 1963. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana.
- Simard, D.G., Fyles, J.W., Paré, D., and Nguyen, T. 2001. Impacts of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Soil Science* 81: 229-237.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45(3): 169-178.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J., and Adams, R. 1987. Understorey vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio* 73: 63-72.
- Ter Braak, C.J.F. 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Plant Ecology* 69(1): 69-77.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., and Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Tilman, D., and Pacala, S.W. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *In* Species diversity in ecological communities. Edited by R.E. Ricklefs, and D. Schluter. University of Chicago Press, Chicago. pp. 13-15.
- Timoney, K.P., Peterson, G., and Wein, R. 1997. Vegetation development of boreal riparian plant communities after flooding, fire, and logging, Peace River, Canada. *Forest Ecology and Management* 93: 101-120.
- Vanha-Majamaa, I., Lilja, S., Ryömä, R., Kotiaho, J.S., Laaka-Lingberg, S., Lingberg, H., Puttonen, P., Tamminen, P., Toivanen, T., and Kuuluvainen, T. 2007. Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: The EVO experiment. *Forest Ecology and Management* 250: 77-88.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D., and Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98(4): 725-736.

2.7 Annexes

Annexe A.3 Fréquence moyenne (f) (en %) et abondance moyenne (a) (en %) à l'échelle du peuplement des espèces de plantes vasculaires par classes d'âge et types de perturbation. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs succédées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles. n = nombre d'échantillons

	Coupes à blanc				Feux de forêt			
	20-50 ans		50-80 ans		20-50 ans		50-100 ans	
	n = 13		n = 14		n = 6		n = 6	
	f	a	f	a	f	a	f	a
Arbustes								
<i>Acer spicatum</i>	13 (6)	0.8 (0.4)	2.7 (1.2)	TR	16 (5)	0.4 (0.4)	1.7 (1.7)	TR
<i>Amelanchier spp</i>	7.7 (5.1)	1.6 (1.6)	14 (6)	1.4 (0.9)	1.7 (1.1)	0.3 (0.2)	0.8 (0.8)	0.3 (0.3)
<i>Alnus crispa</i> var. <i>mollis</i>	0.4 (0.4)	TR	0.7 (0.7)	0.1 (0.1)	0	0	0	0
<i>Alnus rugosa</i> var. <i>americana</i>	5.4 (2.8)	0.9 (0.5)	0	0	1.7 (1.7)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Cornus canadensis</i>	54 (9)	2.7 (0.7)	58 (6)	2.5 (0.6)	74 (16)	12.1 (4.0)	32 (15)	2.1 (1.3)
<i>Diervilla lonicera</i>	3.8 (3.1)	0.1 (0.1)	0.3 (0.3)	TR	15 (9)	0.8 (0.5)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)
<i>Nemopanthus mucronatus</i>	1.5 (1.5)	0.2 (0.2)	1.3 (0.8)	TR	0	0	0	0
<i>Prunus pensylvanica</i>	16 (4)	1.1 (0.5)	13 (3)	0.7 (0.3)	35 (13)	2.1 (1.1)	3.3 (1.7)	0.1 (0.1)
<i>Ribes spp</i>	0.4 (0.4)	TR	0	0.0 (0.0)	9.2 (6.4)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Rubus spp</i>	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR	0	0
<i>Rubus chamaemorus</i>	0.4 (0.4)	TR	2.0 (2.0)	0.1 (0.1)	2.5 (2.5)	TR	0	0
<i>Rubus idaeus</i>	1.2 (0.8)	TR	0	0	3.3 (3.3)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Rubus pubescens</i>	0	0	0	0	3.3 (3.3)	TR	0	0
<i>Salix spp</i>	1.9 (0.7)	0.3 (0.3)	0.3 (0.3)	TR	19 (8)	1.4 (0.6)	2.5 (2.5)	0.6 (0.6)
<i>Sorbus americana</i>	10 (3)	0.5 (0.2)	7.4 (2.4)	0.3 (0.2)	8.3 (2.8)	0.3 (0.2)	8.9 (4.3)	0.1 (0.1)
<i>Taxus canadensis</i>	3.5 (3.1)	0.5 (0.5)	0	0	0	0	0	0
<i>Viburnum cassinoides</i>	1.2 (0.8)	TR	2.0 (1.1)	0.1 (0.1)	0.8 (0.8)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Viburnum edule</i>	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR	0	0
Herbacées								
<i>Aralia nudicaulis</i>	17 (5)	0.6 (0.2)	23 (6)	0.7 (0.2)	5.8 (3.3)	0.4 (0.2)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)
<i>Aster acuminatus</i>	1.2 (1.2)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	0	0
<i>Aster spp</i>	0	0	0	0	0	0	0.9 (0.9)	TR
<i>Carex spp</i>	8.1 (3.7)	0.2 (0.1)	4.0 (2.5)	0.1 (0.1)	4.2 (2.0)	0.1 (0.1)	0.8 (0.8)	0
<i>Clintonia borealis</i>	32 (9)	1.0 (0.4)	48 (7)	2.0 (0.5)	24 (9)	1.2 (0.5)	15 (11)	1.1 (0.8)
<i>Coptis groenlandica</i>	28 (6)	0.2 (0.1)	36 (6)	0.4 (0.1)	19 (6)	0.3 (0.1)	9.2 (8.2)	0.1 (0.1)
<i>Comandra livida</i>	0.4 (0.4)	TR	0	0	0	0	0	0
<i>Cypripedium acaule</i>	0	0	0.7 (0.7)	TR	0	0	0	0

<i>Epigaea repens</i>	1.2 (1.2)	0.2 (0.2)	2.0 (1.5)	TR	0	0	0	0
<i>Epilobium angustifolium</i>	0	0	0	0	13 (7)	0.2 (0.1)	0	0
<i>Goodyera repens</i>	0.8 (0.8)	TR	9.3 (3.6)	TR	0	0	16 (8)	0.1 (0.0)
<i>Graminées</i>	0.4 (0.4)	TR	0	0	0.8 (0.8)	TR	0	0
<i>Inconnu</i>	0	0	0.3 (0.3)	TR	0	0	0	0
<i>Joncacées</i>	0.4 (0.4)	0.2 (0.2)	0	0	0	0	0	0
<i>Linnaea borealis</i>	24 (6)	0.3 (0.1)	32 (7)	0.4 (0.1)	12 (5)	0.3 (0.1)	10 (7)	0.3 (0.2)
<i>Maianthemum canadense</i>	43 (10)	0.4 (0.2)	44 (9)	0.6 (0.2)	43 (11)	0.5 (0.2)	12 (10)	0.3 (0.3)
<i>Melampyrum lineare</i>	0.8 (0.5)	TR	0.3 (0.3)	0	0	0	0	0
<i>Mitella nuda</i>	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR	0	0
<i>Monotropa hypopitys</i>	0	0	0.3 (0.3)	TR	0	0	0	0
<i>Monotropa uniflora</i>	2.3 (1.6)	TR	5.0 (1.8)	TR	0	0	0	0
<i>Oxalis montana</i>	10 (5)	0.4 (0.2)	6.0 (4.7)	0.1 (0.1)	1.7 (1.1)	TR	0	0
<i>Pyrola secunda</i>	8.1 (1.8)	0.1 (0.0)	7.0 (0.8)	0.1 (0.0)	7.5 (3.8)	0.1 (0.1)	6.8 (4.8)	0.2 (0.1)
<i>Smilacina racemosa</i>	1.9 (1.6)	TR	0	0	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Smilacina trifolia</i>	0.8 (0.8)	TR	2.0 (1.0)	0.1 (0.0)	0	0	0	0
<i>Solidago macrophylla</i>	2.3 (1.9)	TR	0.3 (0.3)	TR	0.8 (0.8)	TR	0	0
<i>Streptopus amplexifolius</i>	1.5 (1.5)	TR	0	0	0	0	0	0
<i>Trientalis borealis</i>	5.0 (1.7)	TR	23 (6)	0.1 (0.1)	7.5 (4.0)	0.1 (0.1)	2.5 (1.7)	TR
<i>Trillium undulatum</i>	0	0	2.1 (1.4)	0.1 (0.0)	0	0	0	0
<i>Vaccinium cespitosum</i>	1.2 (1.2)	TR	0	0	0	0	0	0
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	8.5 (5.8)	0.1 (0.1)	0.3 (0.3)	TR	13 (12)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Viola spp</i>	1.9 (1.2)	TR	0	0	0	0	0	0

Fougères, prêles et lycopodes

<i>Dryopteris disjuncta</i>	2.3 (1.1)	TR	0.3 (0.3)	TR	5.0 (3.2)	0.2 (0.2)	0	0
<i>Dryopteris phegopteris</i>	0	0	0	0	0.8 (0.8)	TR	0	0
<i>Dryopteris spinulosa</i>	3.1 (1.7)	TR	0	0	1.7 (1.1)	TR	0	0
<i>Equisetum sylvaticum</i>	0	0	0	0	2.5 (2.5)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Lycopodium clavatum</i>	2.7 (1.7)	0.1 (0.1)	0.3 (0.3)	TR	17 (8)	0.7 (0.3)	0	0
<i>Lycopodium annotinum</i>	9.6 (4.5)	0.4 (0.2)	1.0 (1.0)	TR	18 (7)	0.4 (0.2)	1.7 (1.7)	0.1 (0.1)
<i>Lycopodium obscurum</i>	0.4 (0.4)	TR	0.7 (0.5)	TR	9.2 (4.7)	0.5 (0.3)	0	0
<i>Osmunda cinnamomea</i>	0	0	1.0 (1.0)	0.2 (0.2)	0	0	0	0
<i>Osmunda claytoniana</i>	6.9 (4.4)	0.6 (0.4)	3.3 (2.5)	0.7 (0.6)	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	0	0
<i>Pteridium aquilinum</i> <i>var. latiusculum</i>	5.0 (4.2)	0.4 (0.4)	8.7 (3.5)	1.1 (0.5)	0	0	0	0

Arbres

<i>Abies balsamea</i>	62 (9)	15 (3)	74 (7)	9.6 (1.8)	14 (7)	1.0 (0.5)	37 (17)	3.9 (3.3)
<i>Acer rubrum</i>	0	0	8.5 (5.9)	0.2 (0.1)	0	0	0	0
<i>Betula papyrifera</i>	16 (3)	2.4 (0.6)	7.0 (1.8)	0.8 (0.3)	32 (10)	8.4 (2.9)	6.8 (3.1)	0.5 (0.4)
<i>Larix laricina</i>	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	0	0	0	0	0	0

<i>Picea glauca</i>	1.2 (0.6)	0.3 (0.3)	0.3 (0.3)	0.1 (0.1)	0	0	0	0
<i>Picea mariana</i>	35 (8)	11 (3)	39 (5)	11 (2)	62 (8)	13 (3)	37 (12)	6.5 (2.8)
<i>Populus tremuloides</i>	0.4 (0.4)	TR	0	0	13 (5)	1.1 (0.7)	2.5 (1.7)	0.2 (0.1)

Éricacées

<i>Chiogenes hispidula</i>	40 (9)	0.5 (0.2)	44 (6)	1.1 (0.3)	43 (14)	1.7 (1.0)	23 (13)	1.7 (1.1)
<i>Kalmia angustifolia</i>	39 (12)	5.9 (2.5)	45 (9)	2.6 (0.6)	24 (10)	1.5 (0.7)	31 (11)	2.2 (0.8)
<i>Rhododendron groenlandicum</i>	20 (10)	2.0 (1.1)	12 (4)	0.5 (0.3)	24 (13)	2.1 (1.8)	9.2 (8.2)	2.5 (2.4)
<i>Vaccinium myrtilloides</i> *	56 (11)	2.5 (1.1)	66 (7)	1.2 (0.2)	57 (11)	4.3 (2.4)	21 (10)	0.5 (0.3)

**Vaccinium myrtilloides* et *Vaccinium angustifolium*

Annexe A.4 Fréquence moyenne (%) (f) et abondance moyenne (%) (a) à l'échelle du peuplement des espèces de bryophytes par classes d'âge et types de perturbation. Les abondances moyennes inférieures à 0.1 sont indiquées par l'abréviation TR. Les valeurs représentent la moyenne (erreur-type). Les valeurs succédées d'une même lettre ne sont pas différentes entre elles. Le type de stratégie de vie emprunté par l'espèce est indiqué à la suite de leur nomenclature : **P** : pérennes, **PS** : pérennes tolérantes au stress, **PC** : pérennes compétitives, **D** : dominantes, **S** : itinérantes, **C** : colonisatrices et **CP** : colonisatrices pionnières. **n** = nombre d'échantillons

	Coupes à blanc				Feux de forêt			
	20-50 ans n = 9		50-80 ans n = 9		20-50 ans n = 6		50-100 ans n = 6	
	f	a	f	a	f	a	f	a
Hépatiques								
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> (C)	1.7 (1.2)	TR	2.2 (1.2)	TR	3.3 (3.3)	TR	10.0 (3.2)	TR
<i>Anastrophyllum minutum</i> (C)	0.0	0.0	0.6 (0.6)	TR	0.8 (0.8)	TR	2.0 (1.2)	TR
<i>Barbilophozia attenuata</i> (CP)	5.6 (2.6)	TR	44 (6)	TR	13 (1)	TR	17 (7)	TR
<i>Barbilophozia barbata</i> (PS)	4.4 (3.9)	TR	6.1 (2.2)	TR	0.0	0.0	5.0 (3.2)	TR
<i>Barbilophozia floerkei</i> (PS)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Barbilophozia hatcheri</i> (CP)	6.7 (4.7)	TR	2.8 (1.2)	TR	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Barbilophozia kunzeana</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (PC)	15 (9)	0.3 (0.3)	3.9 (1.8)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Bazzania trilobata</i> (PC)	6.1 (3.0)	0.4 (0.3)	15 (4)	0.4 (0.1)	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (C)	12 (5)	TR	27 (5)	TR	9.2 (3.7)	TR	33 (13)	TR
<i>Calypogeia neesiana</i> (C)	3.9 (1.8)	TR	5.6 (1.9)	TR	5.0 (3.4)	TR	0.0	0.0
<i>Calypogeia sphagnicola</i> (C)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (CP)	0.6 (0.6)	TR	0.6 (0.6)	TR	5.0 (2.6)	TR	0.0	0.0
<i>Cephalozia lunulifolia</i> (C)	6.1 (2.7)	TR	13 (3)	TR	16 (6)	TR	8.0 (3.4)	TR
<i>Cephalozia pleniceps</i> (C)	0.0	0.0	0.6 (0.6)	TR	10 (4)	TR	0.0	0.0
<i>Cephaloziella elachista</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Cephaloziella rubella</i> (C)	1.1 (0.7)	TR	0.6 (0.6)	TR	18 (5)	TR	4.0 (1.0)	TR
<i>Cephaloziella spp</i> (C)	2.2 (1.2)	TR	2.2 (1.2)	TR	8.3 (2.1)	TR	3.0 (3.0)	TR
<i>Frullania oakesiana</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	1.1 (1.1)	TR	0.8 (0.8)	TR	8.0 (8.0)	TR
<i>Geocalyx graveolens</i> (CP)	5.0 (3.2)	TR	5.0 (2.2)	TR	3.3 (3.3)	TR	6.0 (4.0)	TR
<i>Jamesoniella autumnalis</i> (C)	5.6 (1.9)	TR	16 (3)	TR	13 (8)	TR	37 (12)	TR
<i>Lepidozia reptans</i> (CP)	5.6 (2.8)	TR	19 (3)	TR	9.2 (3.0)	TR	17 (6)	TR
<i>Lophocolea bidentata</i> (CP)	2.2 (0.9)	TR	13 (6)	TR	4.2 (3.3)	TR	6.0 (4.8)	TR
<i>Lophocolea heterophylla</i> (CP)	22 (10)	TR	30 (8)	TR	8.3 (2.5)	TR	13 (5)	TR
<i>Lophozia ascendens</i> (C)	1.1 (0.7)	TR	1.1 (0.7)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Lophozia bicrenata</i> (C)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	5.0 (1.8)	TR	0.0	0.0

<i>Lophozia incisa</i> (C)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Lophozia longidens</i> (C)	2.8 (1.2)	TR	26 (5)	TR	0.8 (0.8)	TR	11 (9)	TR
<i>Lophozia ventricosa</i> (CP)	7.2 (2.4)	TR	36 (5)	TR	28 (8)	TR	20 (7)	TR
<i>Mylia taylorii</i> (PS)	0.6 (0.6)	TR	0.6 (0.6)	TR	3.3 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Nowellia curvifolia</i> (C)	1.1 (1.1)	TR	0.6 (0.6)	TR	5.8 (4.9)	TR	4.0 (4.0)	TR
<i>Ptilidium ciliare</i> (S)	16 (5)	0.2 (0.1)	21 (8)	0.2 (0.1)	7.5 (3.1)	TR	5.0 (3.2)	TR
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (S)	59 (8)	0.2 (0.2)	86 (4)	TR	63 (14)	0.4 (0.3)	59 (10)	TR
<i>Radula complanata</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR
<i>Riccardia latifrons</i> (CP)	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0 (2.2)	TR	0.0	0.0
<i>Scapania apiculata</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR
<i>Tritomaria exsectiformis</i> (C)	0.0	0.0	1.7 (0.8)	TR	2.5 (2.5)	TR	0.0	0.0

Mousses

<i>Andreaea rupestris</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Aulacomnium palustre</i> (PC)	2.8 (2.8)	0.1 (0.1)	2.2 (2.2)	TR	53 (13)	0.7 (0.3)	4.0 (4.0)	TR
<i>Brachythecium campestre</i> (P)	4.4 (2.4)	TR	2.8 (1.9)	TR	16 (6)	TR	16 (12)	0.1 (0.1)
<i>Brachythecium reflexum</i> (PS)	17 (7)	TR	6.1 (2.5)	TR	23 (5)	TR	5.0 (2.7)	TR
<i>Brachythecium rutabulum</i> (PC)	32 (13)	0.1 (0.1)	19 (7)	0.2 (0.1)	17 (9)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Brachythecium salebrosum</i> (PC)	1.1 (0.7)	TR	0.0	0.0	2.5 (1.1)	TR	2.0 (2.0)	TR
<i>Brachythecium starkei</i> (PS)	41 (12)	0.1 (0.1)	53 (9)	0.2 (0.1)	52 (7)	0.2 (0.0)	32 (15)	0.1 (0.1)
<i>Brotherella recurvans</i> (P)	0.6 (0.6)	TR	2.2 (1.2)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Brynhia graminicolor</i> (P)	0.0	0.0	0.6 (0.6)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Bucklandiella microcarpa</i> (CP)	1.1 (1.1)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0 (2.0)	0.1 (0.1)
<i>Callicladium haldanianum</i> (P)	3.9 (2.3)	TR	1.1 (1.1)	TR	2.5 (1.1)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Campylium chrysophyllum</i> (P)	1.1 (1.1)	TR	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Campylium hispidulum</i> (P)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0
<i>Ceratodon purpureus</i> (C)	0.0	0.0	0.0	0.0	10 (6)	TR	0.0	0.0
<i>Dicranella heteromalla</i> (C)	0.0	0.0	2.8 (1.5)	TR	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR
<i>Dicranum fuscescens</i> (PC)	45 (10)	0.5 (0.2)	84 (3)	2.2 (0.4)	62 (10)	0.7 (0.4)	64 (14)	0.6 (0.3)
<i>Dicranum majus</i> (PC)	16 (10)	0.2 (0.2)	10 (7)	0.5 (0.3)	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR
<i>Dicranum montanum</i> (PC)	19 (6)	TR	40 (8)	TR	8.3 (3.3)	TR	11 (4)	TR
<i>Dicranum ontariense</i> (P)	3.3 (1.9)	TR	2.2 (0.9)	0.00	3.3 (1.7)	TR	4.0 (2.4)	TR
<i>Dicranum polysetum</i> (PC)	73 (9)	2.3 (0.8)	81 (6)	2.2 (0.3)	36 (4)	0.2 (0.1)	70 (10)	1.2 (0.5)
<i>Dicranum scoparium</i> (PC)	32 (12)	0.6 (0.3)	44 (10)	0.4 (0.2)	13 (3)	TR	16 (8)	0.1 (0.1)
<i>Dicranum undulatum</i> (S)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Drepanocladus fluitans</i> (P)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Drepanocladus uncinatus</i> (PS)	22 (8)	TR	18 (6)	TR	26 (9)	TR	32 (16)	TR
<i>Eurhynchium pulchellum</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0 (4.0)	0.1 (0.1)
<i>Herzogiella striatella</i> (PS)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Herzogiella turfacea</i> (C)	6.7 (3.6)	TR	12 (4)	TR	16 (8)	TR	4.0 (4.0)	TR

<i>Hylocomium splendens</i> (PC)	32 (11)	3.2 (1.7)	28 (11)	4.6 (2.6)	14 (6)	0.1 (0.1)	42 (15)	7.9 (4.0)
<i>Hylocomium umbratum</i> (PC)	5.6 (3.5)	TR	1.7 (1.2)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Hypnum pallescens</i> (PS)	12 (5)	TR	19 (8)	TR	14 (4)	TR	11 (4)	TR
<i>Hypnum pallescens</i> <i>var. protuberans</i> (PS)	11 (5)	TR	23 (9)	TR	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Isopterygium distichaceum</i> (C)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Isopterygium elegans</i> (C)	0.0	0.0	1.1 (1.1)	TR	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR
<i>Isopterygium muellerianum</i> (C)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Leptodictyum trichopodium</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Mnium spinulosum</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	0.6 (0.6)	TR	0.8 (0.8)	TR	6.0 (6.0)	TR
<i>Oncophorus wahlenbergii</i> (P)	1.1 (0.7)	TR	1.1 (0.7)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (S)	1.1 (1.1)	TR	0.6 (0.6)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Plagiomnium drummondii</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Plagiomnium medium</i> (S)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (PS)	1.7 (1.2)	TR	17 (5)	TR	5.0 (2.6)	TR	2.0 (2.0)	TR
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (PS)	6.1 (2.5)	TR	2.2 (1.7)	TR	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0
<i>Plagiothecium laetum</i> (PS)	38 (13)	TR	63 (7)	TR	33 (9)	TR	24 (11)	TR
<i>Platidictya subtile</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Platygyrium repens</i> (PS)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	1.0 (1.0)	TR
<i>Pleurozium schreberi</i> (PC)	94 (3)	29 (7)	99 (1)	34 (5)	100.0 (0.0)	19 (3)	97 (2)	42 (7)
<i>Pohlia nutans</i> (CP)	17 (6)	TR	19 (6)	TR	77 (6)	0.9 (0.4)	9.0 (4.0)	TR
<i>Polytrichum commune</i> (PC)	13 (5)	0.6 (0.5)	2.2 (1.2)	TR	20 (8)	0.8 (0.4)	4.0 (4.0)	0.1 (0.1)
<i>Polytrichum juniperinum</i> (P)	5.0 (1.9)	TR	0.6 (0.6)	TR	54 (13)	0.9 (0.4)	1.0 (1.0)	TR
<i>Polytrichum piliferum</i> (PS)	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7 (1.1)	TR	0.0	0.0
<i>Polytrichum strictum</i> (PC)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	10 (9)	TR	0.0	0.0
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (P)	44 (6)	0.5 (0.2)	77 (6)	3.3 (1.1)	83 (9)	4.0 (1.9)	82 (12)	9.2 (3.2)
<i>Rhizomnium punctatum</i> (S)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (PC)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0 (4.8)	0.7 (0.6)
<i>Straminergon stramineum</i> (PC)	0.0	0.0	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Tetraphis pellucida</i> (CP)	11 (5)	TR	23 (5)	0.1 (0.1)	18 (8)	TR	3.0 (1.2)	TR
<i>Ulota coarctata</i> (P)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0 (1.0)	TR

Sphaignes

<i>Sphagnum angustifolium</i> (D)	3.9 (3.9)	TR	0.0	0.0	1.7 (1.7)	TR	0.0	0.0
<i>Sphagnum capillifolium</i> (D)	3.3 (1.7)	0.6 (0.4)	1.7 (0.8)	0.2 (0.2)	21 (7)	1.9 (1.0)	3.0 (2.0)	0.5 (0.5)
<i>Sphagnum fallax</i> (D)	0.6 (0.6)	TR	2.2 (1.7)	TR	0.0	0.0	1.0 (1.0)	0.3 (0.3)
<i>Sphagnum fuscum</i> (D)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0 (1.0)	0.2 (0.2)
<i>Sphagnum girgensohnii</i> (D)	3.3 (1.9)	0.2 (0.1)	3.9 (2.3)	0.1 (0.1)	5.8 (4.9)	0.7 (0.4)	0.0	0.0
<i>Sphagnum magellanicum</i> (D)	0.6 (0.6)	TR	0.0	0.0	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0
<i>Sphagnum quinquefarium</i> (D)	1.7 (1.7)	TR	0.6 (0.6)	TR	0.8 (0.8)	TR	0.0	0.0

<i>Sphagnum russowii</i> (D)	8.3 (7.1)	1.5 (1.2)	5.6 (4.4)	0.5 (0.3)	17 (8)	0.7 (0.3)	5.0 (3.9)	1.4 (1.4)
<i>Sphagnum subtile</i> (D)	0.0	0.0	0.0	0.0	0.8 (0.8)	0.1 (0.1)	0.0	0.0

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats de cette étude montrent que les moments anticipés de forte hétérogénéité dans l'habitat le long de la succession forestière jusqu'en vieille forêt, qui correspondent au début de la succession et à 150 ans après la perturbation, sont associés à plus de richesse en plantes vasculaires et non-vasculaires. Des changements en composition et en richesse des plantes vasculaires ont lieu en début de succession par les espèces pionnières et intolérantes à l'ombre qui disparaissent à la fermeture de la canopée. Le développement du couvert, formé majoritairement d'épinettes noires, favorise la présence des mousses hypnacées qui augmente alors leur abondance. Toutefois, la perte d'hétérogénéité au niveau du parterre et dans la structure du peuplement diminue la disponibilité des micro-habitats et la richesse de l'ensemble des bryophytes. L'augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat dans les vieilles forêts, causée par la sénescence des arbres et les perturbations secondaires, maintient des richesses élevées en plantes vasculaires et non-vasculaires. Les hépatiques et les espèces à stratégie de vie colonisatrice y sont particulièrement nombreuses et largement répandues dans l'habitat, leur présence dépendant des micro-habitats et de la continuité temporelle de l'habitat sans perturbation majeure. Une forte variabilité de la composition des plantes vasculaires est également notable en vieilles forêts supérieures à 200 ans, qui peut s'expliquer par la divergence entre les trajectoires successioneilles des peuplements avec le temps. Ainsi, les vieilles forêts de la Côte-Nord constituent des hauts lieux de diversité de plantes de sous-bois et leur conservation dans la matrice forestière est capitale.

En comparant les deux types de perturbation à l'étude, soit le feu de forêt et la coupe à blanc jusqu'à l'entrée en forêt mature, nous avons observé que peu de différences étaient présentes entre les communautés végétales de sous-bois. La coupe à blanc ne diminue pas la diversité des plantes vasculaires et non-vasculaires de sous-bois par rapport au feu pour les peuplements de même âge. Or, les changements en richesse observés dans le temps après feu n'ont pas lieu après coupe. Le niveau de perturbation du sol et la composition de la canopée n'étant pas

les mêmes à la suite de ces deux types de perturbation, les effets initiaux sur les assemblages de plantes de sous-bois diffèrent donc. La dominance des espèces résiduelles de forêt mature après coupe empêche la présence de changement chez les plantes vasculaires à la fermeture de la canopée. Le recouvrement des bryophytes n'augmente également pas dans le temps. Toutefois, la richesse des hépatiques diminue dans les peuplements les plus âgés après coupe. Les limitations en quantité et en qualité du bois mort dans les peuplements coupés à blanc peuvent réduire la variété des micro-habitats pour ces espèces et, ultimement, constituer une atteinte au maintien de ces espèces sensibles.

Les substrats disponibles, la quantité de bois mort et les conditions du parterre forestier, des facteurs variant localement et générant les micro-habitats, ont le plus d'influence sur les assemblages d'espèces obtenus. La fermeture de la canopée, un processus ayant lieu à plus large échelle, s'est révélé être important en début de succession. La composition du couvert forestier est également influente dans les assemblages d'espèces retrouvés. Par rapport au sapin baumier, l'épinette noire, généralement associée aux éricacées et aux hypnacées, demeure sur les sites moins productifs et présente peu de complexité structurelle et de diversité dans le sous-bois. Ces deux milieux divergent suffisamment dans leur structure et dans leurs assemblages d'espèces que leur séparation dans cette étude aurait pu ajouter à la compréhension de la succession végétale de sous-bois.

Implications pour l'aménagement

L'aménagement forestier de la région de la Côte-Nord doit tenir compte de l'importance des vieilles forêts pour le maintien de la diversité des plantes de sous-bois. En absence du feu, les espèces sensibles ont le temps de se disperser et ainsi, de se retrouver partout sur le territoire, leur laissant plus de chance de subsister dans le cas d'une nouvelle perturbation. Puisque la coupe s'effectue dans les peuplements à leur maturité, les peuplements d'âge supérieur à 100 ans sont appelées à diminuer dans le paysage. Le rajeunissement de ces peuplements réduit

le recrutement vers le stade de vieille forêt quelques décennies plus tard, qui est associé à un maximum de richesse dans le sous-bois. Ainsi, le maintien de la distribution des classes d'âge des peuplements au travers de la matrice forestière est nécessaire.

L'aménagement écosystémique cherche à réduire les écarts entre les attributs produits par les perturbations naturelles et ceux des traitements sylvicoles. Nos résultats indiquent qu'un peu moins de 100 ans après coupe, les forêts coupées à blanc possèdent des attributs et des assemblages d'espèces similaires à ceux des forêts de 50 à 80 ans non aménagées. Bien que les espèces pionnières intolérantes à l'ombre soient moins abondantes dans les jeunes peuplements après coupe par rapport au feu et que la dynamique végétale ne se produit pas comme en forêt non aménagée, les espèces vasculaires de fin de succession ne sont pas éliminées, ce qui est bénéfique pour la conservation de ces espèces. Cependant, une diminution de la richesse des hépatiques dans le temps après coupe laisse présager une baisse de la diversité des bryophytes dans le temps. La diminution de la qualité et de la quantité des micro-habitats, qui n'implique pas seulement le volume de DLG, pourrait devenir un facteur limitatif de la richesse en hépatiques dans les peuplements plus âgés (Ross-Davis et Frego, 2002). Puisque les vieilles forêts sont largement présentes dans le paysage nord-côtier et qu'elles sont d'une grande importance pour la biodiversité végétale, leur maintien devient nécessaire. La planification des aménagements forestiers doit en tenir compte, car leur prévalence a tendance à diminuer dans le paysage dû à la coupe des peuplements matures. Ainsi, la rétention d'arbres ou d'îlots forestiers dans l'aire de coupe serait efficace pour la création de bois mort et de microtopographie à long terme dans le peuplement et, dans une certaine mesure, pour former des refuges desquels s'effectuera la dispersion des espèces. De plus, la distribution des aires d'aménagement à l'intérieur de la matrice forestière intacte devrait faciliter la dispersion des espèces de la forêt intacte vers les zones perturbées.

Avec le remplacement de la coupe à blanc pour la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), moins de perturbation du sol est produite (Simard

et al., 2001). À la lumière de nos résultats, ce changement est susceptible de réduire davantage l'écart entre les communautés de plantes de sous-bois du peuplement original et du nouveau peuplement. Ainsi, la succession végétale qui aurait lieu pourrait se distinguer davantage de celle ayant lieu après feu puisque les espèces pionnières y seraient moins abondantes. Ainsi, bien que la coupe à blanc soit socialement moins acceptable que la CPRS, elle pourrait être plus adéquate pour limiter les écarts avec le feu de forêt en ce qui concerne la dynamique à court terme des plantes de sous-bois. Un certain niveau de perturbation du sol est souhaitable pour l'établissement des espèces pionnières, ce qui peut être atteint par le passage de la machinerie dans toute l'aire de coupe. La coexistence de ces deux types de coupe sur le territoire pourrait permettre d'atteindre différents objectifs quant aux communautés végétales de sous-bois, soit d'initier une succession végétale complète à partir d'espèces pionnières par la coupe à blanc et d'obtenir rapidement une communauté de fin de succession par la CPRS.

APPENDICE A

LA RELATION ENTRE LA DIVERSITÉ DES BRYOPHYTES ET LES DÉBRIS LIGNEUX GROSSIERS : Y A-T-IL UNE DIFFÉRENCE ENTRE UNE CHRONOSÉQUENCE ISSUE D'UN FEU ET D'UNE COUPE À BLANC?

Cette présentation a été réalisée par Myriam Paquette

et révisée par Nicole Fenton¹

Dans le cadre du Symposium on deadwood dynamics, Rouyn-Noranda

15 au 19 mai 2011

¹Chaire industrielle CRSNG UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 445 boul. de l'Université, Rouyn-
Noranda, Québec, J9X 5E4.



Diversity of bryophytes in relation to
coarse woody debris: does it differ
between a post-fire and a post-clearcut
chronosequence?

Myriam Paquette
Master student, Biology, UQAT

Under the direction of :
Yves Bergeron

And the codirection of :
David Pothier and Nicole Fenton

Symposium on deadwood dynamics, Rouyn-Noranda
May 15-19, 2011

Université du Québec
en Abitibi-Témiscamingue

UNIVERSITÉ
LAVAL

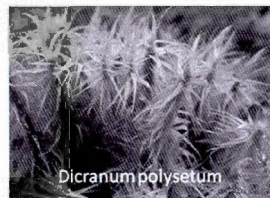
Centre de recherche
en écologie forestière
et en sylviculture

Chaire
en aménagement
forestier durable

Parc de recherche
sur la forêt
et les écosystèmes
Québec

Bryophytes

- Mosses



Bryophytes

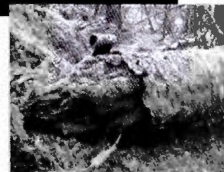
- Liverworts



Wildfires vs clearcuts

- Soil and vegetation disturbance

- DEAD WOOD
 - Epixylic bryophytes
 - Substrate
 - Microhabitats



Objectives and hypotheses

Objectives

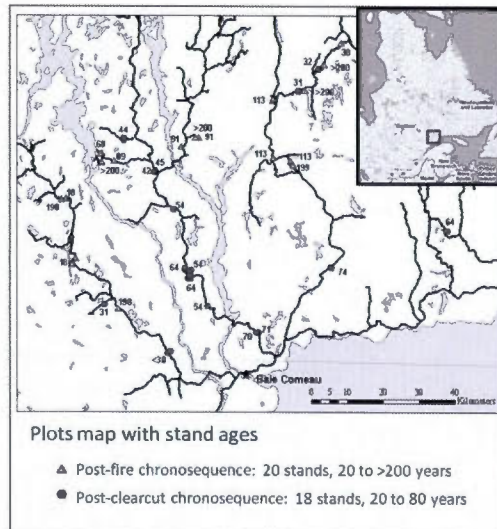
1. Determine the relationship between bryophytes diversity and dead wood volume

Hypotheses

1. Higher bryophytes richness when CWD volume is high.
 - Decay classes 3-4
 2. Other types of dead wood are as important as CWD
- Multiple comparisons (Tukey)
 - Linear regressions

Alpha level : 0.05





Regional characteristics

- Long fire cycle
 - High proportion of old growth forests
 - Secondary disturbances



Sampling

- Circular plot (400 m²)
 - Edaphic conditions
 - All coarse woody debris (>9 cm) within 400 m² and decay classes

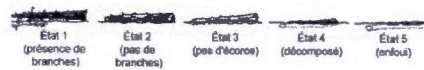
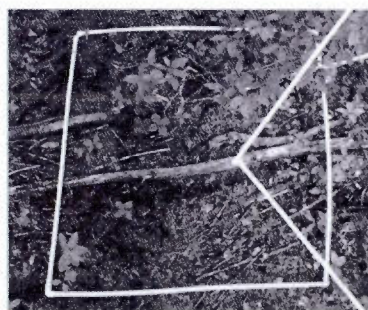


Figure 3 : Classes d'état de décomposition utilisées lors de l'inventaire des débris ligneux au sol (adapté de Hauser 1990)

Sampling

- 20 sub-plots (1 m²)
 - Bryophytes and substrates
 - Percent cover



Coarse
(CWD)



Medium
(MWD)



Small
(SWD)

< 2 cm

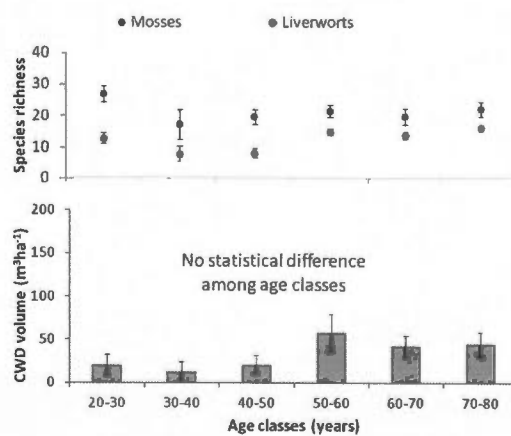


Species richness

	Clearcuts	Wildfires		
	20-80 (18 stands)	20-100 (11 stands)	>100 (9 stands)	All (20 stands)
Mosses	21.3±1.2 <i>a</i>	22.5±2.0 <i>a</i>	21.3±2.6 <i>a</i>	20.8±1.7 <i>a</i>
Liverworts	12.4±0.9 <i>a</i>	13.2±1.2 <i>ab</i>	17.8±1.8 <i>b</i>	14.4±1.3 <i>ab</i>
Total	33.8±1.9 <i>a</i>	35.7±2.6 <i>a</i>	39.1±4.1 <i>a</i>	35.2±2.7 <i>a</i>

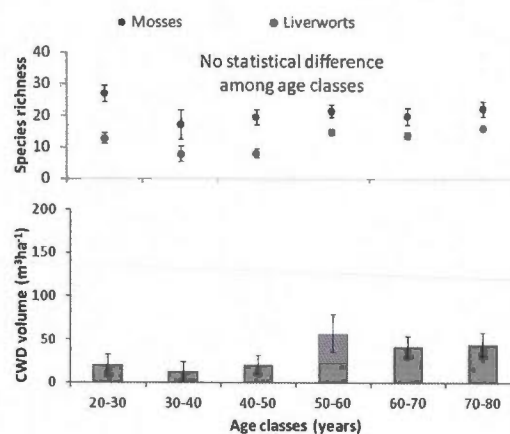
Mean species number by stand ± SE

Species richness and dead wood : Clearcuts

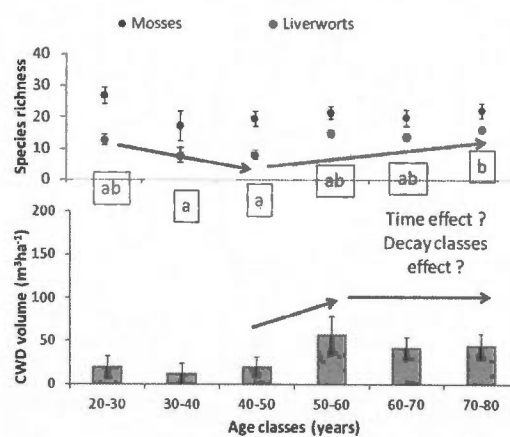




Species richness and dead wood : Clearcuts

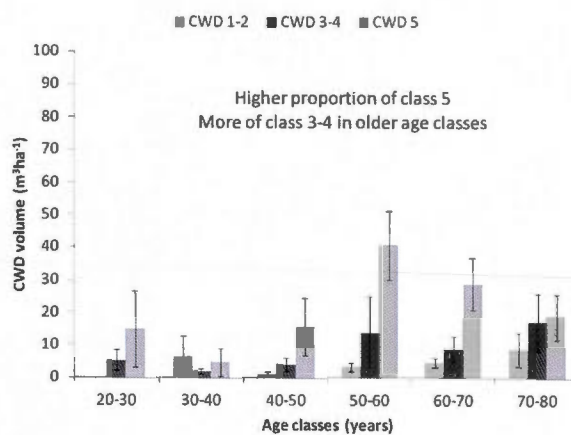


Species richness and dead wood : Clearcuts

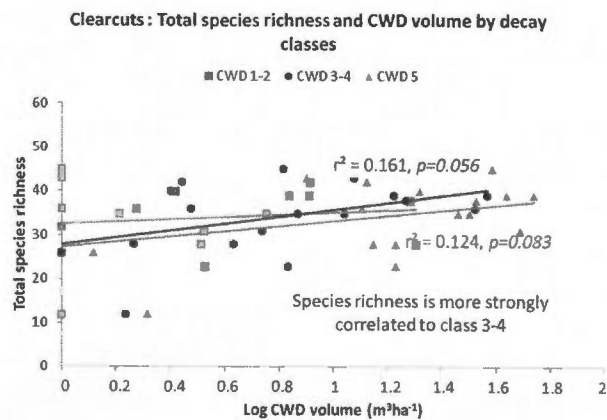




Species richness and dead wood : Clearcuts

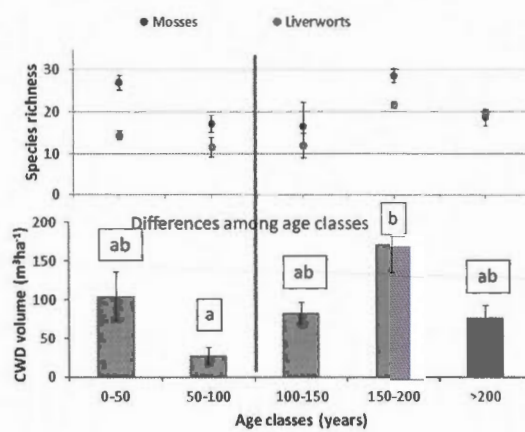


Species richness and dead wood : Clearcuts

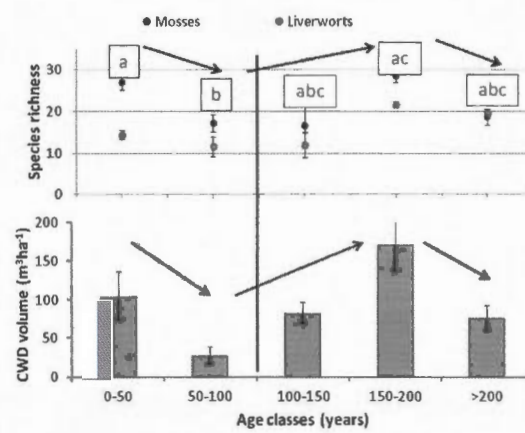




Species richness and dead wood : Wildfires

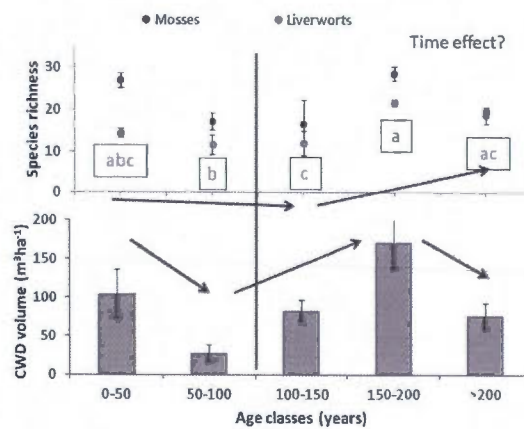


Species richness and dead wood : Wildfires

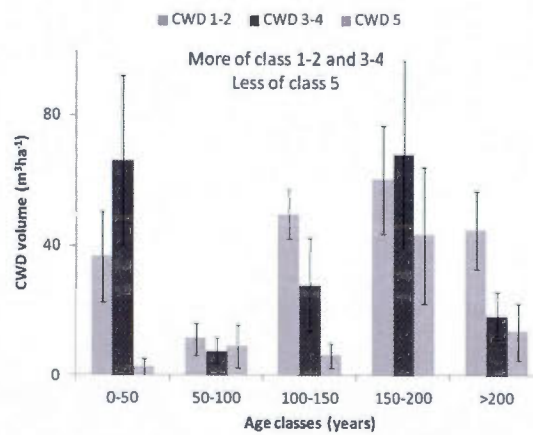


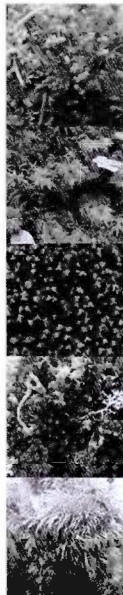


Species richness and dead wood : Wildfires

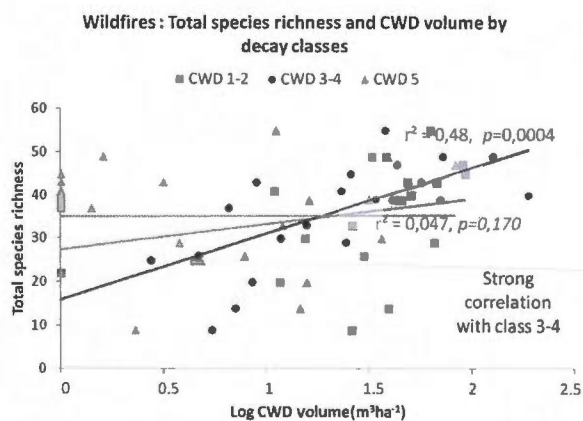


Species richness and dead wood : Wildfires

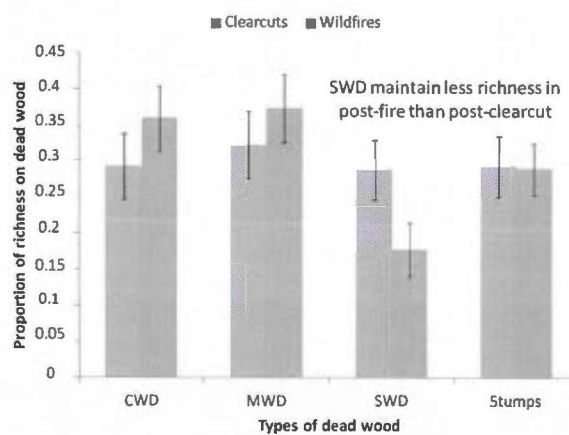


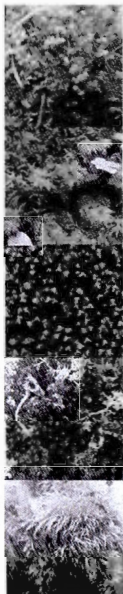


Species richness and dead wood : Wildfires



Proportion of richness by types of dead wood





Conclusion

- Species richness:
 - No difference between disturbances at similar ages
 - Post-fire stands over 100 years : liverworts (time)
 - Composition differences?
- Richness related to CWD :
 - Strongly related to decay class 3-4 (more suitable)
- All types of dead wood
 - SWD maintain a higher proportion of richness in post-clearcut



Thank you!

Special thanks to Nicole Fenton
and Anne Allard-Duchêne!

Technical helpers

Charles Ward
Julie Gravel Grenier
Martine Lapointe

Supervision

David Pothier
Yves Bergeron

Ministère de l'Environnement
et de la Faune
Québec



Field helpers

Jean-Philippe Roussy
Édith Lachance
Julien Pelletier
Sébastien Lavoie
Jérémie Fuller



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andersson, L.I., and Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood - a comparison between managed and natural forest. *Holarctic Ecology* 14: 121-130.
- Assemblée Nationale. 2010. Projet de loi no 57, Loi sur l'aménagement durable du territoire forestier. Éditeur officiel du Québec.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56(2): 485-488.
- Beatty, S.W. 2003. Habitat heterogeneity and maintenance of species in understory communities. *In* The herbaceous layer in forests of eastern North America Edited by Frank S. Gilliam, and Mark R. Roberts. Oxford University Press New York. pp. 177-197.
- Bergeron, Y., and Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., and Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A., and Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles: considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *The Forestry Chronicle* 75(1): 55-61.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Harvey, B.D., and Gauthier, S. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36(1): 81-95.
- Blais, J.R. 1983. Les forêts de la Côte-Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *The Forestry Chronicle* 59: 17-20.
- Bouchard, M., and Pothier, D. 2010. Spatiotemporal variability in tree and stand mortality caused by spruce budworm outbreaks in Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 40: 86-94.
- Bouchard, M., Pothier, D., and Gauthier, S. 2008. Fire return intervals and tree species succession in the North Shore region of Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 38: 1621-1633.

- Bouchard, M., Pothier, D., and Ruel, J.-C. 2009. Stand-replacing windthrow in the boreal forests of Eastern Quebec. *Canadian Journal Forest Research* 39: 481-487.
- Boucher, D., De Grandpré, L., and Gauthier, S. 2003. Développement d'un outil de classification de la structure des peuplements et comparaison de deux territoires de la pessière à mousses du Québec. *The Forestry Chronicle* 79(2): 318-328.
- Busby, J.R., Bliss, L.C., and Hamilton, C.D. 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthyphnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monographs* 48(2): 95-110.
- Carleton, T.J., and Maycock, P.F. 1978. Dynamics of the boreal forest South of James Bay. *Canadian Journal of Botany* 56: 1157-1173.
- Chen, H.Y.H., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2004. Variation of the understory composition and diversity along a gradient of productivity in *Populus tremuloides* stands of northern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Botany* 82(9): 1314-1323.
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, É., Bernard, J.-T., Bouchard, A., Liboiron, M.-A., and Szaraz, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise (Rapport Coulombe). Bibliothèque nationale du Québec. p. 307.
- Cordonnier, T., Courbaud, B., and Franc, A. 2006. The effect of colonization and competition processes on the relation between disturbance and diversity in plant communities. *Journal of Theoretical Biology* 243(1): 1-12.
- Cyr, D., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2007. Scale-dependent determinants of heterogeneity in fire frequency in a coniferous boreal forest of eastern Canada. *Landscape Ecology* 22(9): 1325-1339.
- De Grandpré, L., and Bergeron, Y. 1997. Diversity and stability of understorey communities following disturbance in the southern boreal forest. *Journal of Ecology* 85(6): 777-784.
- De Grandpré, L., Gagnon, D., and Bergeron, Y. 1993. Changes in the understory of Canadian Southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- De Grandpré, L., Morissette, J., and Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the Northeastern boreal forest of Quebec. *Journal of Vegetation Science* 11(6): 791-800.

- Doucet, R., and Côté, M. 2009. Manuel de foresterie. Ordre des ingénieurs forestiers du Québec. Éditions Multimondes.
- Drury, W.B., and Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum* 54: 331- 368.
- Dyrness, C.T. 1973. Early stages of plant succession following logging and burning in the Western Cascades of Oregon. *Ecology* 54(1): 57-69.
- Elson, L.T., Simon, N.P.P., and Kneeshaw, D. 2007. Regeneration differences between fire and clearcut logging in Southeastern Labrador: a multiple spatial scale analysis. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 473-480.
- Eriksson, O., and Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91(3): 360-364.
- Esseen, P.A., Ehnström, B., Ericson, L., and Sjöberg, K. 1997. Boreal ecosystems and landscapes: structures, processes and conservation of biodiversity. *Ecological Bulletins* 46: 16-47.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biological Conservation* 141: 1389-1399.
- Fenton, N.J., Frego, K.A., and Sims, M.R. 2003. Changes in forest floor bryophyte (moss and liverwort) communities 4 years after forest harvest. *Canadian Journal of Botany* 81: 714-731.
- Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of Southeastern Labrador. *Canadian Journal of Botany* 61: 2459-2471.
- Frelich, L.E., and Reich, P.B. 1995. Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest. *Ecological Monographs* 65(3): 325-346.
- Frenette, P. 1996. Histoire de la Côte-Nord. Institut québécois de recherche sur la culture, Québec.
- Frisvoll, A.A., and Prestø, T. 1997. Spruce forest bryophytes in Central Norway and their relationship to environmental factors including modern forestry. *Ecography* 20(1): 3-18.
- Gustafsson, L., and Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forests in South-West Sweden. *Biological Conservation* 44: 283-300.

- Haeussler, S., Bedford, L., Leduc, A., Bergeron, Y., and Kranabetter, J.M. 2002. Silvicultural disturbance severity and plant communities of the Southern Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36(1): 307-327.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. *Environmental Reviews* 11(S1): 79.
- Hart, S.A., and Chen, H.Y.H. 2008. Fire, logging, and overstory affect understory abundance, diversity, and composition in boreal forest. *Ecological Monographs* 78(1): 123-140.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of North America. *In* Forest succession: concepts and application. Edited by H.H. Shugart D.C. West, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Hunter, M.L. 1993. Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* 65(2): 115-120.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimmerer, R.W. 2005. Patterns of dispersal and establishment of bryophytes colonizing natural and experimental treefall mounds in Northern hardwood forests. *The Bryologist* 108(3): 391-401.
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H., and Richard, P.J.H. 2005. Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science* 16: 665-674.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V., and Hong, W.S. 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- McRae, D.J., Duchesne, L.C., Freedman, B., Lynham, T.J., and Woodley, S. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* 9(4): 223-260.
- Mills, S.E., and Macdonald, S.E. 2005. Factors influencing bryophyte assemblage at different scales in the Western Canadian boreal forest. *The Bryologist* 108(1): 86-100.

- Morneau, C., and Landry, Y. 2007. Guide de reconnaissance des types écologiques des régions écologiques 6h- Collines du lac Péribonka et 6i - Hautes collines du réservoir aux Outardes. Direction des inventaires forestiers, Division de l'analyse et de la diffusion des informations forestières et écologiques, Forêt Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec.
- Økland, R.H., Rydgren, K., and Økland, T. 2003. Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84(7): 1909-1919.
- Oliver, C.D. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3: 153-168.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the Northeastern boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 34(2): 353-364.
- Rambo, T.R. 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: implications for bryophyte diversity in Western Oregon forests. *Northwest Science* 75(3): 270-279.
- Rambo, T.R., and Muir, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist* 101(3): 366-376.
- Ramovs, B.V., and Roberts, M.R. 2003. Understory vegetation and environment responses to tillage, forest harvesting, and conifer plantation development. *Ecological Applications* 13(6): 1682-1700.
- Rees, D.C., and Juday, G.P. 2002. Plant species diversity on logged versus burned sites in Central Alaska. *Forest Ecology and Management* 155: 291-302.
- Reiners, W.A., Worley, I.A., and Lawrence, D.B. 1971. Plant diversity in a chronosequence at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 52(1): 55-69.
- Ross-Davis, A.L., and Frego, K.A. 2002. Comparison of plantations and naturally regenerated clearcuts in the Acadian Forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany* 80: 21-33.
- Rowe, J.S., and Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research* 3(3): 444-464.
- Ryan, K.C. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica* 36(1): 13-39.

- Rydgren, K., Hestmark, G., and Økland, R.H. 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 9(6): 763-776.
- Shafi, M.I., and Yarranton, G.A. 1973. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. *Ecology* 54(4): 897-902.
- Simard, D.G., Fyles, J.W., Paré, D., and Nguyen, T. 2001. Impacts of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Soil Science* 81: 229-237.
- Söderström, L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45(3): 169-178.
- Taylor, S.J., Carleton, T.J., and Adams, R. 1987. Understorey vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio* 73: 63-72.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., and Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Tilman, D., and Pacala, S.W. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. *In* Species diversity in ecological communities. Edited by R.E. Ricklefs, and D. Schluter. University of Chicago Press, Chicago. pp. 13-15.
- Timoney, K.P., Peterson, G., and Wein, R. 1997. Vegetation development of boreal riparian plant communities after flooding, fire, and logging, Peace River, Canada. *Forest Ecology and Management* 93: 101-120.
- Van Cleve, K., and Viereck, L.A. 1981. Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. *In* Forest Succession: Concepts and Applications. Edited by H.H. Shugart D.C. West, D.B. Botkin. Springer. pp. 185-211.
- Vanha-Majamaa, I., Lilja, S., Ryömä, R., Kotiaho, J.S., Laaka-Lingberg, S., Lingberg, H., Puttonen, P., Tamminen, P., Toivanen, T., and Kuuluvainen, T. 2007. Rehabilitating boreal forest structure and species composition in Finland through logging, dead wood creation and fire: The EVO experiment. *Forest Ecology and Management* 250: 77-88.
- Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and Northern Canada. *In* The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Edited by and D.A. MacLean R.W. Wein. John Wiley & Sons Ltd. pp. 201-220.

- Widenfalk, O., and Weslien, J. 2009. Plant species richness in managed boreal forests - Effects of stand succession and thinning. *Forest Ecology and Management* 257: 1386-1394.